LES ORGANES

de

LOCOMOTION AÉRIENNE

chez les

Vertébrés Volants

PAR

R. ANTHONY

DOCTEUR ÈS SCIENCES

DIRECTEUR-ADJOINT A L'ÉCOLE DES HAUTES ÉTUDES

LIBRAIRIE AERONAUTIQUE

" EDITION ET LIBRAIRIE "

40, Rue de Seine, 40

PARIS

PRÉFACE

Lorsque l'on compulse la littérature anatomique, on se rend aisément compte qu'il est possible de rassembler un nombre déjà considérable de documents sur la morphologie des organes du vol chez les Vertébrés.

On sait d'autre part que la physiologie de ces organes, chez les Oiseaux du moins, a fait l'objet d'un certain nombre de recherches importantes, parmi lesquelles il convient de citer en toute première ligne celles de Mouillard et celles de Marey.

Ces deux catégories de documents, morphologiques d'une part, physiologiques de l'autre, ont évidemment pour tous ceux qui, à un titre quelconque, s'occupent du problème de l'aviation, un indéniable intérêt.

Cet intérêt ne pourrait à mon sens que s'accroître si l'on parvenait à mettre en lumière les rapports étroits qui lient les faits d'organisation aux faits de fonctionnement. Il est de constatation banale que tous les animaux qui possèdent un genre de vie déterminé, présentent, aussi bien dans leur ensemble que dans leurs détails, la morphologie la plus avantageuse, étant données les multiples conditions de l'existence qu'ils mènent: ils sont adaptés, en un mot.

J'ai voulu essayer d'expliquer succinctement dans ce petit livre un certain nombre des caractères d'adaptation des Vertébrés volants.

Toute tentative de ce genre ne peut évidemment, dans l'état actuel des choses qu'aboutir à un résultat incomplet et très imparfait.

Cela tient pour une grande part à l'insuffisance des connaissances qui peuvent nous servir de base, à savoir de ce que nous savons en Morphologie et en Physiologie.

En Physiologie, par exemple, ce que nous connaissons, sur la question spéciale ici traitée, est infime auprès de ce que nous ignorons; le vol des Cheiroptères notamment nous est à peu près totalement inconnu.

En Anatomie, nous paraissons plus complètement informés; mais là encore nos lacunes sont si considérables que j'ai eu tout récemment, au cours de l'impression de ce livre, l'occasion de décrire pour la première fois, avec M. I. Bortnowsky (C. R. Acad. des Sciences, 13 janvier 1913) un appareil aérien très particulier chez un Mammifère du groupe des Lémuriens (Microcebus minor). Cet appareil, qui consiste en une vaste poche sous-cutanée et tapissée d'un epithelium, en communication avec la trachée, rappelle ce que Denninger a vu, en 1910, chez le Dragon, ce qu'avait vu aussi, en 1813, Geoffroy Saint-Hilaire dont les assertions en cette circonstance parurent tellement étranges que personne n'y crut d'abord, chez une Chauve-souris du genre Nycteris. La constatation aujourd'hui bien établie de l'existence chez certains Mammifères et certains Reptiles susceptibles de locomotion aérienne d'un appareil physiologiquement comparable sans doute à l'appareil aérien des Oiseaux, sera peut-être le point de départ d'investigations nouvelles sur le rôle et le fonctionnement de ce dernier.

Peut-être aussi ces investigations aboutiront-elles à des résultats qui nous permettront de mieux comprendre certains faits d'adaptation encore obscurs et mal définis...

Quoiqu'il en soit de l'insuffisance actuelle de nos connaissances et de la témérité qu'il peut y avoir à essayer de construire avec des matériaux encore très incomplets, j'espère que ces brèves considérations d'un biologiste seront susceptibles de retenir quelques instants l'attention de ceux qui s'intéressent à un titre quelconque au problème de la locomotion aérienne.

R. A.

Paris, 1913.

En Anatomie, nous paraissons plus complètement informés; mais là encore nos lacunes sont si considérables que j'ai eu tout récemment, au cours de l'impression de ce livre, l'occasion de décrire pour la première fois, avec M. I. Bortnowsky (C. R. Acad. des Sciences, 13 janvier 1913) un appareil aérien très particulier chez un Mammifère du groupe des Lémuriens (Microcebus minor). Cet appareil, qui consiste en une vaste poche sous-cutanée et tapissée d'un epithelium, en communication avec la trachée, rappelle ce que Denninger a vu, en 1910, chez le Dragon, ce qu'avait vu aussi, en 1813, Geoffroy Saint-Hilaire dont les assertions en cette circonstance parurent tellement étranges que personne n'y crut d'abord, chez une Chauve-souris du genre Nycteris. La constatation aujourd'hui bien établie de l'existence chez certains Mammifères et certains Reptiles susceptibles de locomotion aérienne d'un appareil physiologiquement comparable sans doute à l'appareil aérien des Oiseaux, sera peut-être le point de départ d'investigations nouvelles sur le rôle et le fonctionnement de ce dernier.

Peut-être aussi ces investigations aboutiront-elles à des résultats qui nous permettront de mieux comprendre certains faits d'adaptation encore obscurs et mal définis...

Quoiqu'il en soit de l'insuffisance actuelle de nos connaissances et de la témérité qu'il peut y avoir à essayer de construire avec des matériaux encore très incomplets, j'espère que ces brèves considérations d'un biologiste seront susceptibles de retenir quelques instants l'attention de ceux qui s'intéressent à un titre quelconque au problème de la locomotion aérienne.

R. A.

Paris, 1913.

Les organes
DE
Locomotion Aérienne
CHEZ LES
VERTÉBRÉS VOLANTS

PRÉLIMINAIRES [1]

Aussi bien dans le domaine des lois générales que dans celui des applications utilitaires, ce fut toujours et nécessairement l'observation, voire même la constatation pure et simple des phénomènes naturels qui mit l'homme sur la voie des plus grandes découvertes et orienta en quelque sorte ses investigations. S'il conçut un jour l'ambition de s'arracher à son substratum solide et de s'élancer, suivant une expression aujourd'hui consacrée, à la conquête de l'air, c'est qu'il avait sous les yeux, sans cesse un ensemble de modèles capables de faire naître en lui cette audacieuse pensée.

Nombreux sont en effet les organismes qui jouissent de la faculté de se déplacer dans l'espace, et, sans parler des Insectes (2) dont le type d'organisation est infiniment loin-

(1) Un résumé de ce travail a paru dans la *Revue scientifique*, nos du 18 juin et du 2 juillet 1910. Nous tenons à remercier la direction de cette revue qui a bien voulu nous autoriser à reproduire ici quelques-unes des figures déjà parues dans nos articles.

(2) La physiologie du vol des Insectes a récemment fait l'objet de la part de M. L. Bull, sous-directeur de l'Institut Marey, de travaux tout à fait remarquables. Cet auteur a exposé ses méthodes de recherches et les résultats qu'il a obtenus dans les *C. R. de l'Acad. des Sc.* (Appl. de l'ét. électr. à la chron. des mouv. rapides, 1904. —

tain du nôtre, il pouvait voir des animaux, d'un type morphologique général plus voisin du sien, des Vertébrés comme lui, posséder, en même temps que la faculté de progresser sur le sol ou de se tenir dans les arbres, la possibilité de s'élever dans l'espace, de s'y mouvoir sans peine, de s'y diriger avec une précision certaine et d'y accomplir même de longs trajets.

Sa première idée fut naturellement de copier servilement ces si parfaits modèles et d'imiter dans ses machines jusqu'aux plus petits détails de leurs organes. Si l'on en croit la fable, tel fut le but poursuivi aux temps héroïques par Icare, fils de Dédale, dont Ovide nous a conté les entreprises et les malheurs.

Et, c'est probablement aussi suggérés par le texte de l'auteur des *Métamorphoses* que J.-B. Dante, à Pérouse, et O. de Malmerbury, en Angleterre, construisirent à la fin du moyen-âge, des appareils volants reproduisant, aussi fidèlement que possible celui que possèdent les Oiseaux.

Mais, actuellement, l'homme se rend compte qu'il eût été impossible de transformer ainsi extemporanément, le jeu d'organes répondant à un tout autre genre d'existence. C'est seulement au prix de longs tatonnements et de patientes recherches qu'il a pu réaliser les immenses progrès que nous constatons aujourd'hui dans la pratique de la locomotion aérienne, et, qu'il pourra sans doute arriver plus parfaitement encore dans l'avenir au but qu'il avait depuis si longtemps envisagé.

Nul ne sait ce que l'avenir nous réserve, et, il paraîtrait imprudent d'affirmer qu'un jour nous ne verrons pas sillonner l'espace des machines volantes d'un type perfectionné, très différentes de l'oiseau sans doute, mais comparables à lui au point de vue de la perfection fonctionnelle autant que les posibilités de

Rech. sur le vol de l'Ins., 1909. — Sur les incl. du voile de l'aile de l'Ins. pendant le vol, 1910), et dans le *Bulletin de la Société philomathique de Paris*, 1904 (La chronophotographie des mouvements rapides. — La synthèse en chronophotographie). Voir aussi les *Comptes rendus des Travaux de l'Institut Marey*.

construction mécanique permettront de le réaliser (1).

En dépit du mode de progression souvent très différent des aéroplanes et des animaux aériens, il nousa paru intéressant, en ce moment même où l'Aviation tient, à juste tittre, une si grande place dans nos préoccupations, d'insister sur les conditions spéciales du mode de locomotion aérienne chez les différents Vertébrés qui le possèdent (2).

La question de la physiologie du vol a fait, principalement chez les oiseaux, l'objet d'un nombre de travaux considérable, et, si elle est loin de pouvoir être regardée comme absolument tranchée, elle peut dans ses grandes lignes du moins, être considérée comme en passe d'être assez bien connue. Il serait peut-être superflu de reproduire une fois de plus ici et en détails les résultats des travaux faits dans ce sens ; il m'a semblé plus conforme aux préoccupations actuelles et peut-être plus instructif d'attirer l'attention sur *les caractères généraux de l'adaptation à la locomotion aérienne*, d'essayer de faire ressortir en quoi et comment l'organisme de chaque vertébré volant réalise, *pour son cas particulier* et jusque dans ses plus infimes détails, le maximum de perfection, étant données les conditions physiologiques spéciales de son existence et le genre bien déterminé de locomotion aérienne qu'il possède.

Puisqu'il est incontestable que nos aéroplanes, pour pouvoir fonctionner d'une façon aussi parfaite que possible doivent être eux aussi adaptés au milieu aérien et que les conditions spéciales suivant lesquelles ils s'y meuvent sont, à certains points de vue du moins, comparables à celles

(1) Les efforts tentés par l'homme pour imiter directement le vol si complexe des Oiseaux remontent assez loin dans le temps. On peut citer dans cet ordre d'idées, abstraction faite des malheureux essais de J. B. Dante et de O. de Malmerbury, les curieux projets de vol humain de Léonard de Vinci datant de la fin du XV^e^ siècle et du commencement du XVI^e^, les essais plus récents de Cayley, de Pénaud, de Lilienthal qui nous ont conduit aux aéroplanes actuels.

(2) Il ne sera parlé ici que des organes du vol des Vertébrés. La physiologie du vol des Insectes est actuellement trop peu connue pour qu'on puisse tenter d'entreprendre une étude morphogénique de leurs organes de locomotion aérienne.

auxquelles sont soumises les animaux aériens, nous osons espérer que ces considérations présenteront quelque intérêt pour ceux qui s'occupent de la construction de ces appareils.

Nous devons à Lamarck et aux naturalistes qui, s'inspirant de ses conceptions, ont continué son œuvre la notion que la forme des organismes et des organes n'est ni le fait du hasard, ni celui d'une volonté immanente réalisant un plan conçu d'harmonie préétablie, mais bien le résultat de l'action constamment répétée au cours des siècles de ce que l'on appelle les facteurs primaires de l'évolution, c'est-à-dire les agents extérieurs, et plus particulièrement les forces physico-chimiques, dans le sens le plus général que l'on peut attribuer à cette expression.

Comme les corps bruts la matière vivante est essentiellement plastique : comme eux, elle est transformable par l'action des facteurs cosmiques les plus variés. Si l'action qui s'exerce sur elle est momentanée et occasionnelle, la transformation qui en résulte ne se prolongera pas au-delà de l'individu; mais si, au contraire, cette action est continue, si elle se poursuit à travers les générations successives, si elle est, en un mot, le résultat des conditions habituelles d'existence, la transformation subie pourra se perpétuer, et devenir la nouvelle caractéristique morphologique de l'être.

Darwin ayant établi comment, les conditions de la lutte pour la vie entraînant la survivance des organismes que leur constitution morphologique même rend les plus aptes, une véritable sélection naturelle se produisait dans le monde des êtres, nous comprenons assez bien aujourd'hui la raison pour laquelle les modifications morphologiques dues à l'action des facteurs primaires persistent lorsqu'elles sont avantageuses, et, comment il se fait que les êtres vivants se trouvent toujours au point de vue de leurs formes, et sans qu'il soit possible qu'il en fût autrement, en harmonie avec le milieu. C'est cette parfaite harmonie entre l'être et le milieu dans lequel il vit, ce merveilleux état d'équilibre qui constitue, ce qu'on appelle l'*adaptation*.

Un exemple concret et banal nous fera mieux comprendre. Si nous plaçons dans un courant d'eau coulant à

une vitesse donnée et constante (ou si nous traînons dans l'eau à une vitesse également constante) un corps insoluble mais plastique, d'une forme quelconque plus ou moins tourmentée, nous verrons qu'avec le temps ce corps perdra peu à peu sa forme première pour en prendre une nouvelle sous l'influence des filets liquides qui le caressent. Peu à peu les saillies et les creux qui augmentent nécessairement la résistance à sa surface, créant des frottements ou des aspirations, disparaîtront ; le corps se modèlera au sens strict du mot. Mais il arrivera un moment où il ne se déformera plus et où, l'eau continuant de couler toujours dans les mêmes conditions, sa forme restera immuable. Ce sera lorsque le corps se sera mis en parfaite harmonie avec le milieu, lorsque tous les accidents de sa surface susceptibles d'offrir une résistance quelconque auront disparu. Nous pourrons dire alors que le corps est parfaitement adapté au courant d'eau dans lequel il se trouve, et, le courant d'eau aura eu précisément pour effet de lui donner la forme pour laquelle la résistance qu'il rencontre est la moindre.

L'adaptation une fois établie, si les conditions d'écoulement du liquide restent les mêmes, toute modification de la forme du corps sera désormais impossible, car le plus petit changement de forme qui lui serait imprimé aurait pour effet de créer une nouvelle résistance à sa surface, et, les filets liquides tendraient immédiatement à rétablir l'équilibre entre le corps et son milieu.

Prenons maintenant dans le monde organique un exemple similaire. Le Thon et le Maquereau, et en général tous les

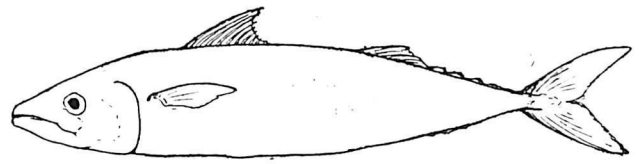


Fig. 1. — Un poisson de vitesse : le Maquereau.

poissons de vitesse, les Cétacés, ces mammifères marins qui sont, eux aussi, essentiellement des nageurs rapides, présentent une forme en fuseau plus ou moins aplati bilatérale-

ment, en projectile, que chacun connaît, et, dont l'extrémité postérieure est plus effilée que l'antérieure, le *maître-couple*, pour employer une expression consacrée par les constructeurs de navires, étant plus rapproché de l'avant que de l'arrière (*Fig. 1*). Cette forme n'est pas non plus l'effet d'un pur hasard. Il semble bien qu'elle soit due, comme celle de notre corps plastique, à l'action de l'eau glissant depuis des siècles et des siècles à la surface du corps de ces animaux vraisemblablement modelé par les filets liquides. Le Maquereau, le Thon, les Cétacés, sont merveilleusement adaptés aux conditions dans lesquelles ils vivent, c'est-à-dire à la nage en vitesse (1).

Notre but est d'essayer d'appliquer ces notions à l'étude morphologique des Vertébrés aériens et de montrer le rapport étroit qui existe entre les dispositions morphologiques qui les caractérisent d'une part, leurs conditions d'existence et le mode de fonctionnement de leurs organes de l'autre.

Nous voudrions tenter en outre de montrer comment il se fait que ces dispositions morphologiques adaptatives sont, pour chaque type pris en particulier, les plus favorables, cet état d'équilibre parfait entre l'être et le milieu étant le plus souvent le résultat direct de l'action modificatrice du milieu lui-même (2).

Nous avons cru toutefois, qu'il était nécessaire au préalable de rappeler brièvement, et d'une façon aussi générale que possible, les principales données qu'actuellement on possède sur les différentes façons dont la locomotion aérienne est pratiquée chez les animaux qui nous occupent.

(1) Au sujet de la morphogénie générale des animaux nageurs, voir F.Houssay : La forme et le mouvement. L'*Université de Paris*, juin 1905. — Notes préliminaires sur la forme des Poissons. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 1908. — Carènes et poissons. *Rev. gén. des Sc.*, 30 juillet 1909.

(2) A la conception neolamarckienne de la constitution des types organiques on a récemment opposé la théorie des mutations et des préadaptations (Voir L. Cuénot : La genèse des espèces animales, Paris 1911). Le lieu n'est point ici de discuter cette question d'ordre philosophique général, d'autant que les mutationnistes ne nient pas le fait d'une adaptation existante et ne divergent des naturalistes de l'école lamarckienne que sur la façon de l'expliquer.

Données physiologiques

Il convient de faire remarquer au préalable que les deux modalités de l'existence à la surface de notre globe, atmosphérique et aquatique, tout en étant très différentes dans leur essence, sont très comparables dans les genres d'adaptation qu'elles comportent : Sur terre, aussi bien que dans les eaux, nous retrouvons les mêmes modes de vie et, partant, les mêmes adaptations.

Parallèlement aux Algues, aux Spongiaires, aux Hydroïdes, aux Bryozoaires, et en général à tous les êtres vivant fixés au fond de la mer, nous trouvons sur terre la végétation aérienne.

Parallèlement aux animaux qui se déplacent sur le fond des eaux, sans jamais le quitter, existent sur terre l'ensemble de tous les êtres marcheurs, qui, d'une densité considérable par rapport au milieu, ne peuvent, eux non plus, quitter leur substratum solide. Ils constituent avec la végétation aérienne un véritable *benthos* très comparable au benthos aquatique.

Enfin, comme le milieu liquide a son *necton*, l'atmosphère a aussi le sien. Ce sont, par exemple, les Insectes volants les Chauves-souris et les Oiseaux. Et, de même que certains animaux aquatiques, benthoniques à certains moments, peuvent, à certains autres, s'élever de leur substratum dans le milieu liquide, les Oiseaux sont à la fois nectoniques pendant leur vol et benthoniques quand ils reposent sur le sol. Comme les êtres du benthos aquatique, ils sont d'une densité supérieure à celle du milieu où ils se trouvent et se distinguent à cet égard des poissons vraiment nageurs que leur vessie natatoire rend plus légers que leur milieu. Le Trigle, tantôt marchant sur le fond de la mer à l'aide des

rayons antérieurs de ses nageoires pectorales, tantôt planant d'une façon véritable au sein des eaux est, on peut presque le dire sans abus de langage, un oiseau aquatique parmi les poissons téléosténs, tant par son mode de locomotion nectonique que par son dualisme adaptatif.

Il n'est pas jusqu'au *plankton* marin dont on ne trouve l'analogue dans l'atmosphère. On peut considérer qu'il y est représenté, d'une façon occasionnelle du moins, par les petits insectes que le vent transporte. Les oiseaux et les autres vertébrés planeurs, ceux qui présentent la particularité du vol à voile, et dont il sera question plus loin, deviennent, si l'on peut dire, également aussi, momentanément du moins, de volumineux organismes planktoniques aériens. Les graines à aigrettes de certaines Composées (*Fig. 2*), à un degré moindre, les samarres des Erables, les fruits des Bignonia et des Dryobalanops rentrent aussi dans cette catégorie (1).

Mais ces différents genres de vie benthonique, nectonique et planktonique ne présentent pas, respectivement dans les deux milieux liquide et aérien, la même importance.

C'est ainsi que, si le benthos est peut-être plus important dans l'atmosphère que dans les eaux, le genre de vie nectonique est, par contre, beaucoup plus répandu dans la mer que dans l'air.

Quant au plankton enfin, si abondant en milieu liquide, son importance parait comparativement beaucoup moindre dans le milieu aérien.

Cette différence dans la répartition des êtres suivant ces trois grands modes d'existence, tient évidemment à la différence de densité que présentent les deux milieux. Le

(1) Les biologistes de la mer appellent *benthos* l'ensemble des êtres fixés ou errants qui vivent en contact avec le substratum sans pouvoir s'en écarter. Ils réservent le nom de *necton* aux êtres qui se déplacent activement dans le milieu liquide à une certaine distance du fond, et celui de *plankton* enfin à ceux qui, bien que le plus souvent doués de mouvements propres dans un champ restreint, sont entrainés passivement par les mouvements du liquide.

milieu liquide offrant un soutien plus solide et plus résistant que le milieu aérien, se prête mieux aux adaptations nectonique et planktonique.

Par contre, le milieu aérien, par sa légèreté même, tend à imposer la vie en contact avec le substratum.

Le necton aérien, est très comparable, dans les grandes lignes, à la fois au point de vue physiologique et morpho-

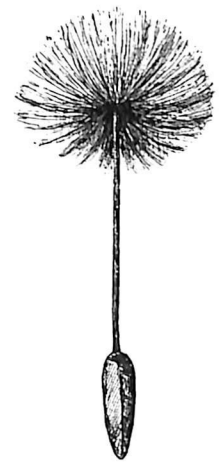


Fig. 2. — Graine à aigrette de Composée.

logique, au necton aquatique : chez les poissons et chez les oiseaux nectoniques on retrouve des organes locomoteurs assimilables et dont le principe de fonctionnement est le même ; mais les différences de densité des deux milieux font qu'il existe néanmoins, à la fois dans l'ordre de la physiologie et de la morphologie, des différences essentielles entre les poissons et les oiseaux.

Aussi bien en milieu aquatique qu'en milieu aérien, l'homme s'est inspiré des conditions d'existence des êtres organiques pour améliorer ou transformer ses procédés de locomotion et de transport. C'est ainsi qu'en milieu liquide, il a construit des navires de surface ou de profondeur (sous-marins) dont la forme et le mode de progression est nettement inspiré des êtres nectoniques et plus particulièrement

des Poissons auxquels les sous-marins sont exactement assimilables. C'est ainsi qu'en milieu aérien il s'est d'abord contenté d'appareils lourds (voitures ou traineaux) demeurant en contact permanent avec le sol ; puis voulant s'élever dans l'atmosphère, il a ensuite construit et mis au point de volumineux appareils aériens, qu'il était incapable de diriger et qu'il abandonnait au gré des vents. Ce sont les ballons sphériques, appareils plus légers que le milieu dans lequel ils s'élèvent en vertu du principe d'Archimède. Ils sont comparables à certains organismes du plankton marin, du groupe des Cténophores par exemple, dont ils diffèrent surtout par une taille plus considérable en rapport avec une moins grande densité du milieu. A cette même catégorie d'appareils aériens, planktoniques si l'on peut dire, se rattachent également les cerfs-volants et les parachutes appareils plus lourds que l'air et dont nous trouvons beaucoup plus d'analogues dans le monde animal de l'air dans celui des eaux et cela toujours en raison de la différence de densité des milieux.

Avec les ballons dirigeables plus légers que l'air et les aéroplanes plus lourds, il a enfin voulu imiter le necton dans l'atmosphère.

Les animaux qui habitent le milieu aérien présentent, d'une façon très générale, le caractère d'être plus lourds que l'air.

Au point de vue physiologique, on peut distinguer deux modes de fonctionnement de leurs appareils locomoteurs : un mode purement passif se rattachant en quelque sorte à la vie planktonique et permettant seulement aux animaux soit de retarder leur descente vers le sol, ou de se déplacer dans l'espace plus ou moins obliquement, à la façon des parachutes, soit d'utiliser la force du vent, comme le font les cerfs-volants ; un mode actif, nettement nectonique et dans lequel les organes du vol peuvent prendre un point d'appui sur la masse aérienne et propulser l'animal dans l'air, à la façon des poissons dans l'eau.

§ 1. — MODES DE FONCTIONNEMENT PASSIF DES ORGANES DE LA LOCOMOTION AÉRIENNE CHEZ LES VERTÉBRÉS.

Un certain nombre de Vertébrés, particulièrement de Mammifères, possédent sur les côtés du corps une membrane plus ou moins développée, incapable de mouvements actifs, reliant, notamment, d'une façon plus ou moins complète le membre antérieur au postérieur.

Le développement de cette membrane, fonctionnellement assimilable à un parachute, a pour effet d'augmenter considérablement la surface du corps, et, lorsque l'animal se laisse tomber d'un lieu élevé, la résistance de l'air s'opposant à l'action de la pesanteur, sa chute est retardée ; lorsqu'il s'élance dans l'espace, en vertu de l'élan qu'il a pris, il peut effectuer, suivant une ligne presque horizontale et à peine descendante, un certain trajet.

Les oiseaux se servent dans certains cas de leurs ailes, qui sont essentiellement des organes actifs de locomotion aérienne, comme de simples parachutes. Lorsque l'oiseau est animé d'une certaine vitesse acquise, il peut glisser en quelque sorte obliquement sur l'air, et sa translation n'est qu'une chute extrêmement retardée. Parfois même, sans remuer les ailes, il peut, après avoir décrit un trajet de descente oblique, remonter à une certaine hauteur, et l'on a donné à ce phénomène, depuis longtemps observé, particulièrement chez les oiseaux de proie, le nom de remontée ou *ressource* (du latin *resurgere*). Pour bien comprendre ce phénomène difficilement explicable au premier abord, il est utile de se remémorer l'expérience bien connue de M. J. Pline. Cet auteur prenait une tige rigide qu'il munissait à chacune de ses extrémités d'une petite masse. Les deux masses étaient égales en poids, et il introduisait dans l'angle dièdre d'un carton plié la tige ainsi préparée, de façon que le centre de gravité du système passât exactement par son centre de figure (Fig. 3). Si on abandonne cet

appareil dans l'air, il tombera sur le sol parallèlement à lui-même, mais plus lentement que si le carton formant parachute n'existait pas.

Si on supprime l'une des masses lourdes fixées à la tige

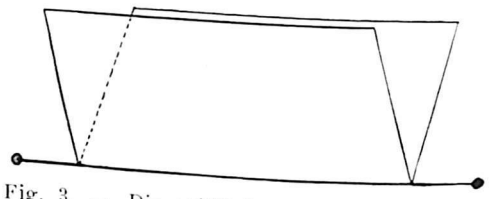


Fig. 3. — Dispositif de l'expérience de M. J. Pline. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*.)

le corps tombera lentement toujours, mais obliquement, la masse restante obéissant à la pesanteur.

Si, cela fait, on abaisse les coins postérieurs du carton, l'appareil, après une chute parabolique, pique rapidement et directement vers le sol.

Si, au contraire, on les relève, le mobile après une chute parabolique, remonte pour retomber sur le sol d'autant plus lourdement qu'il se sera élevé plus haut.

Par de légers mouvements de direction comparables, les oiseaux, lorsqu'ils planent, peuvent reproduire ce phénomène ; arrivé au sommet de son ascension, l'oiseau donne un coup d'aile et repart.

On sait que, pour retarder encore sa chute, l'oiseau descend aussi parfois vers le sol en décrivant des orbes.

Dans le vol plané l'oiseau tient les ailes rapprochées du corps et à demi fléchies (fig. 4).

Dans d'autres cas enfin, l'oiseau se rapprochant alors du cerf-volant peut encore progresser d'une façon passive, utilisant la force du vent soufflant sur ses ailes immobiles et étendues, c'est ce que l'on appelle le *vol à voile* que paraissent utiliser d'une façon particulièrement fréquente les Albatros, les Sternes et les Frégates, qu'on peut observer par les jours de tempêtes, manœuvrant leurs ailes comme des voiles de navire et les présentant au souffle du vent. Il s'observe aussi très bien chez les Vautours auxquels il suffit d'un vent léger pour voler à voile.

Les récentes recherches dont il a été l'objet ont beaucoup augmenté nos connaissances sur la physiologie de ce mode de vol, et, dans un récent et remarquable ouvrage

Fig. 4. — Silhouette dorso-ventrale d'un oiseau planant (imitée de Mouillard).

M. A. Sée (1) a résumé les conditions de son fonctionnement : « *sous l'influence*, dit-il, *de la variation du vent, l'oiseau peut choisir l'orientation de ses ailes de manière que la réaction de l'air comporte : 1° une composante constamment propulsive ; 2° une composante constamment sustentatrice ; 3° une composante latérale dite composante de dérive, dont l'effet reste négligeable à cause de son fréquent changement de sens* ».

Au vol à voile se rattachent également les cas où un vent ascendant permet à l'oiseau de rester immobile dans l'espace les ailes étendues. Ce phénomène s'observe notamment lorsque l'oiseau se trouve placé au-dessus d'un pli de terrain, d'un bord de falaise par exemple sur laquelle le vent se réfléchit. On pourrait rapporter à ce propos, si elle n'était si connue, l'observation de Langley sur laquelle il attira en 1893 l'attention du Congrès de Chicago.

Dans le vol à voile, les ailes sont en croix ou pointent

(1) A. Sée. Les lois expérimentales de l'Aviation, Paris 1911.

en avant (fig. 5); les rémiges terminales relevées et écartées, donnent ainsi prise au vent latéral ou oblique (fig. 6). Dans

Fig. 5. — Silhouette dorso ventrale d'un oiseau volant à voile (imitée de Mouillard).

le vol du Vautour qui est un merveilleux voilier cette disposition est facile à observer.

Otto Lilienthal mort si malheureusement en 1897 au cours

Fig. 6. — Silhouette antéro-postérieure d'un oiseau volant à voile.

d'une de ses expériences consacra son existence à tenter de reproduire le vol à voile des oiseaux.

§ 2. — Modes de fonctionnement actif des organes de la locomotion aérienne.

Tout organisme doué de locomotion aérienne active, de même que tout appareil construit dans ce but, a trois principales fonctions à remplir : la propulsion, la sustentation, la direction.

Dans les aéroplanes actuels les organes de sustentation sont les grandes ailes immobiles au nombre de deux (monoplans)

ou de quatre (biplans) qui fonctionnent à la façon d'un parachute; l'organe de propulsion est l'hélice actionnée par un moteur; les organes de direction sont les deux gouvernails placés à l'arrière, l'un agissant dans le sens vertical, l'autre dans le sens horizontal. Ce dernier est aidé dans sa fonction par les ailes sustentatrices elles-mêmes que le pilote à l'aide d'un dispositif spécial peut gauchir à volonté.

Chez tous les vertébrés doués de vol actif ce sont les mêmes organes, les ailes, qui remplissent le double rôle d'appareil de sustentation et d'appareil de propulsion. Le gouvernail est représenté par la queue qui paraît agir surtout dans le sens vertical, les changements de direction à droite et à gauche étant aussi partiellement obtenus à l'aide des ailes.

Etant données, d'une part, notre impossibilité d'être renseignés directement sur le vol des grands reptiles volants fossiles secondaires, d'autre part, l'ignorance presque absolue dans laquelle nous sommes de la physiologie du vol chez les Chauves-souris, nous nous bornerons à insister uniquement sur le vol actif des Oiseaux, résumant la façon dont, d'après les recherches actuellement faites, semble être le plus habituellement compris son mécanisme.

Nous avons vu comment, dans certains cas, les ailes des oiseaux fonctionnaient d'une façon purement passive comme de simples appareils de sustentation.

Mais dans d'autres cas, elles agissent comme des organes actifs de propulsion.

Les mouvements de l'aile de l'oiseau dans le vol actif ont été étudiés par de nombreux physiologistes notamment par Pettigrew, et, d'une façon remarquablement nette et lumineuse, par mon regretté maître E. J. Marey. La question, en dépit de travaux plus récents, est encore loin d'être épuisée.

Pour étudier ces mouvements Marey s'est adressé surtout à deux procédés, la méthode graphique et la chronophotographie. A l'aide du premier, il a pu inscrire la trajectoire des différents points de l'aile de l'oiseau lorsque ce dernier parcourt l'espace; à l'aide du second, il a pu analyser le vol et étudier les positions successives de l'aile à ses différents

moments. C'est à l'aide de chronophotographies que, dans certaines expériences, il prenait simultanément suivant les trois directions de l'espace (fig. 7), qu'il a pu realiser les modelages en bronze qui ont figuré aux Expositions succes-

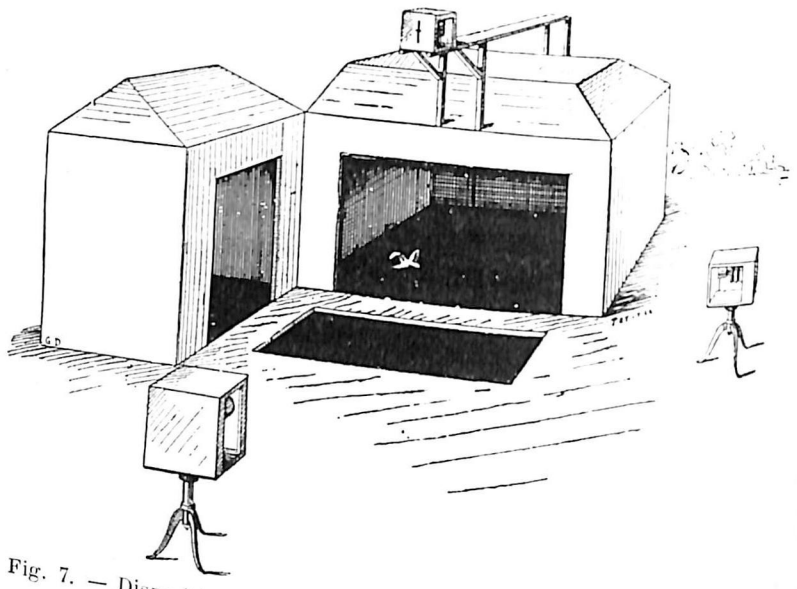


Fig. 7. — Dispositif employé par Marey, pour prendre la photographie d'un oiseau au vol suivant les trois directions de l'espace.
(cliché prêté par l'Institut Marey)

sives de locomotion aérienne et d'après lesquels M. L. Trouessart a pu faire monter à son laboratoire du Muséum une série de pigeons dans les différentes attitudes d'un coup d'aile.

Dans le vol actif, l'oiseau se sert de ses ailes pour prendre un point d'appui sur l'air, comme le poisson de ses nageoires, et le batelier de ses rames pour prendre un point d'appui sur l'eau.

Dans certains cas, l'oiseau rame avec la totalité de son aile. Dans certains autres, il ramerait, suivant certains auteurs, avec son extrémité distale seule. Il en résulte deux sortes de vols très différents : le *vol ramé proprement dit* et le *vol plané propulsé* (1).

(1) Painlevé et Borel (*l'Aviation*, F. Alcan, 1910) désignent ce dernier mode de vol sous le nom de *vol ramé*.

Le vol actif nécessite une dépense de forces considérable, et, les Oiseaux uniquement rameurs « traînent péniblement, suivant l'expression de Mouillard, leur individu au moyen de forces et de fatigues ». Ce sont des déshérités par rapport aux véritables rois de l'atmosphère que sont les voiliers.

1° VOL RAMÉ PROPREMENT DIT.

Dans le vol ramé proprement dit, l'aile tout entière pivote au niveau de l'articulation scapulo-humérale.

Deux cas peuvent alors se présenter :

Le coup d'aile est vertical et l'animal se déplacerait perpendiculairement au sol. C'est ce que l'on appelle le *vol orthoptère*.

Le coup d'aile est oblique par rapport à la verticale et l'animal se déplace plus ou moins parallèlement au sol. C'est ce que l'on appelle le *vol ornithoptère*.

α) *Vol orthoptère.*

Dans le vol orthoptère ou orthogonal l'animal se déplacerait simplement en hauteur. Ce genre de vol peu économique, extrêmement pénible est peut-être même impossible. Il est en tous cas exceptionnel et ne s'observe que lorsqu'un oiseau retenu prisonnier entre deux parois verticales, cherche à s'élever au-dessus de ces parois.

Il est probable que même dans ces circonstances les battements d'ailes de l'animal, s'ils étaient rigoureusement verticaux, ne parviendraient pas à l'élever sensiblement au-dessus du sol ; il s'ensuit qu'à proprement parler le *vol orthogonal* n'existerait pas. Au moment du départ, certains oiseaux agitant très rapidement leurs ailes adoptent pendant quelques instants un vol à peine oblique qui se rapproche beaucoup du *vol orthoptère* sans le réaliser complètement.

β) *Vol ornithoptère.*

Pour permettre de saisir ce qu'est le vol ornithoptère, procédons, d'après les données physiologiques le plus généralement admises, à l'analyse succincte d'un coup d'aile, en faisant abstraction, pour la simplification de la démonstration,

de toutes les causes qui peuvent compliquer le vol, notamment des courants atmosphériques. Pour cela, partons du moment où l'animal a les ailes dressées, leurs faces internes regardant en dehors et légèrement en arrière ; peu à peu, par le fait de la contraction des muscles pectoraux superficiels, dont la puissance est extrême, il les abaisse, en en dirigeant la face interne successivement en avant et en bas, puis en arrière. L'expérience bien connue de J. Pline qui démontre l'impossibilité d'abaisser verticalement une aile artificielle dont le plan est maintenu dans la position horizontale démontre que la forme même de l'aile est en rapport avec

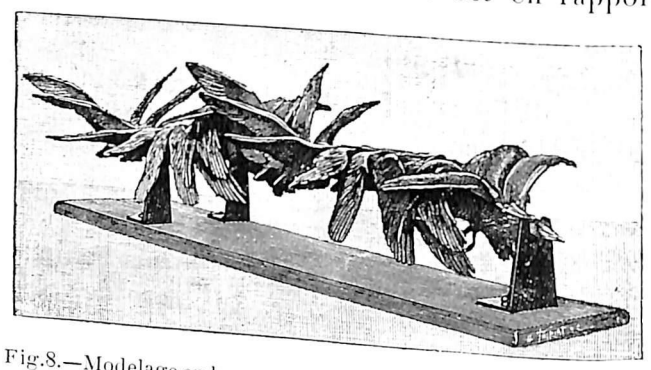


Fig.8.—Modelage en bronze d'oiseaux au vol, exécuté par Marey.
(cliché prêté par l'Institut Marey)

la direction suivant laquelle se fait son abaissement. A ce moment de l'abaissement, l'aile prend un point d'appui sur l'air, comme la nageoire pectorale d'un poisson ou la rame d'un batelier sur l'eau, et l'oiseau est propulsé. A ce temps du vol, les rémiges, dont l'ensemble constitue le plan alaire, joueraient d'après certains auteurs, un rôle important. Chacune d'elles présente à sa base un petit appareil élastique qui tend à la faire pivoter sur elle-même. Au moment du coup de rame, la résistance de l'air et l'action d'un muscle spécial s'opposeraient à l'action de ces ligaments, et les rémiges resteraient étroitement appliquées les unes contre les autres ; l'aile constituerait ainsi un plan résistant sans solution de continuité pouvant prendre sur l'air un solide point d'appui.

Ensuite, sous la pression de l'air, les muscles pectoraux superficiels se relachant, et, aussi sous l'action du releveur

de l'aile (muscle pectoral profond), les ailes se relèvent et reprennent la position primitive. Mais la force du pectoral profond est relativement peu considérable, et, certains ont prétendu, bien que cette question soit encore très discutée, qu'il est probable que sans l'aide du dispositif spécial des rémiges (on pourrait rechercher si son développement, suivant les types, est en rapport inverse de celui du pectoral profond), l'oiseau ne pourrait parvenir à vaincre la résistance de l'air : l'action effective du releveur ne serait rendue possible que par la rotation des rémiges sous l'action des ligaments élastiques précités, action à laquelle les forces agissant pendant le coup de rame ne s'opposeraient plus. Par le fait de la rotation des rémiges, l'aile se trouverait transformée en une véritable persienne entre les lames de laquelle l'air pourrait s'échapper.

Un second coup d'aile succède au premier, et ainsi de suite (fig. 9).

Dans le vol ramé la pointe des ailes est toujours dirigée vers le sol (fig. 10) et la

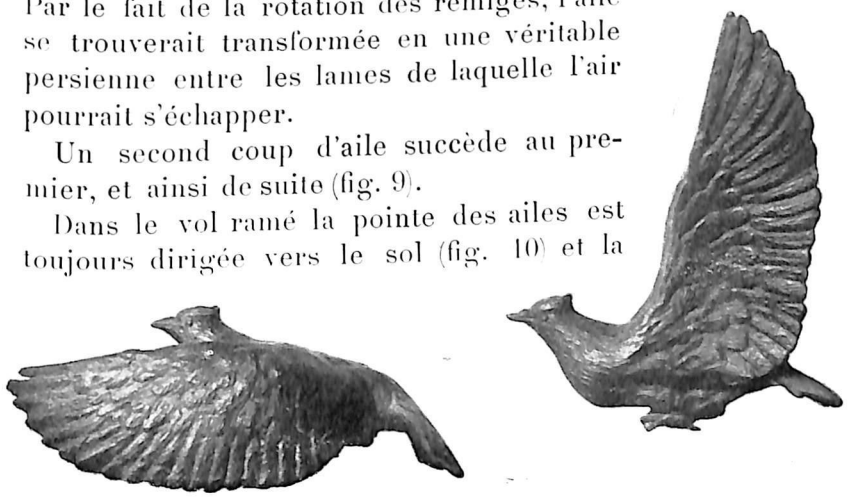


Fig. 9. — Pigeon au moment de l'abaissement et du relèvement des ailes dans le vol ramé. Reproduction de deux modelages en bronze de Marey.

silhouette de l'oiseau vue de haut en bas les ailes étendues est très différente de celles qu'on observe dans le planer et le vol à voile (fig. 11).

Ce mode de vol s'observe avec une netteté toute particulière chez les Pigeons par exemple et chez les Goëlands.

Certains oiseaux, surtout ceux qui présentent la particu-

larité de voler le plus souvent dans les régions basses de l'atmosphère, affectent parfois un mode de vol ornithoptère spécial qui se rapproche beaucoup du mode de nage

Fig. 10. — Silhouette antéro-postérieure d'un oiseau rameur.

de certains poissons téléostéens. Lorsqu'on observe en aquarium le *Pagellus centrodontus* Cuv. et Val. par exemple, poisson marin que dans beaucoup de pays on

Fig. 11. — Silhouette dorso-ventrale d'un oiseau rameur (imitée de Mouillard).

connaît sous le nom de daurade, on s'aperçoit que cet animal, après avoir donné un coup de rame à l'aide de ses nageoires pectorales avance, lancé comme un projectile par le fait de l'élan qu'il a pris. A ce moment ses nageoires s'accolent à son corps, probablement d'une façon en grande partie passive, par le fait de la pression de l'eau le long des parois de son corps. Il y a dans sa locomotion l'alternance des deux temps. La même alternance s'observe souvent dans le vol du Merle et de la Grive ; le premier temps est marqué par un coup d'aile, le second par un certain trajet effectué les ailes rapprochées du corps, trajet pendant lequel l'oiseau obéissant à la pesanteur, se rapproche légèrement du sol pour

s'en éloigner à nouveaux au moment du coup d'aile suivant.

Dans le cas que nous venons d'examiner le vol ornithoptéil est accompagné de translation ; mais il peut aussi s'effectuer sur place. Ce vol stationnaire s'observe chez les Oiseaux-mouches (1) qui présentent d'ailleurs avec certains Insectes (le Macroglossa), capables comme eux de voler immobiles au-dessus des fleurs, des rapports remarquables de convergence adaptative. Le vol ornithoptère sur place paraît s'obtenir par la rapidité dans la succession des coups d'ailes.

2°. — VOL PLANÉ PROPULSÉ.

Dans ce mode de vol, qui constitue une transition intéressante entre le vol ramé et le vol à voile, l'oiseau maintiendrait ses ailes étendues et immobiles, ramant avec leurs seules extrémités. Ce vol est assimilé avec raison, par Painlevé et Borel, à celui des aéroplanes actuels, dont l'hélice joue le même rôle propulseur que les rémiges terminales dans le vol de l'oiseau et dont les plans sustentateurs sont représentés par la partie des ailes que l'oiseau maintient immobile. Il est surtout adopté, en certaines circonstances, par les oiseaux migrateurs et s'observerait nettement chez les Canards sauvages.

Enfin certains auteurs disent avoir observé que, par un temps calme, des oiseaux pouvaient rester immobiles dans l'espace, les ailes étendues, ou même progresser, sans se rapprocher du sol. Si l'air, dans les régions hautes de l'atmosphère, est agité de vents réguliers et légers, soufflant à peu près perpendiculairement dans le cas de l'immobilité, ou obliquement dans le cas de la progression, ce cas rentre simplement dans celui du vol à voile. Mais si l'air est *absolument* calme au niveau où se trouve l'oiseau, ce que prétendent avoir observé, dans certains cas, des voyageurs naturalistes, comment peut-on expliquer ce phénomène ? Exner a récemment étudié expérimentalement les conditions de ce mode de vol qu'il appelle *vol vibrant* et qu'il explique

(1) Forbin : L'oiseau-mouche dans son habitat. *La Nature*, 10 octobre 1909.

par des mouvements à grande fréquence et à faible amplitude dont seraient animées les ailes.

Tantôt ramant de l'une des façons qui viennent d'être décrites, soit par petits coups d'ailes rapides et précipités, comme le Moineau domestique, par exemple, soit par coups d'ailes amples et moins nombreux, comme la Mouette et le Goéland, tantôt les ailes étendues et presque immobiles, planant un moment en profitant de la vitesse acquise par le fait du coup d'aile précédent ou se laissant pousser par le vent, l'oiseau progresse utilisant ainsi, pour le mieux, les conditions du moment.

En maintes circonstances, la queue qui fonctionne dans tous les sens, joue le rôle de gouvernail, mais son rôle de gouvernail de profondeur paraît être prédominant. En outre, par l'étalement de ses plumes, elle aide également les ailes dans leur rôle d'organe de la sustentation.

Enfin, l'animal peut aussi se servir de ses ailes comme organe de direction, agissant un peu à la façon du bâtelier qui manœuvre inégalement ses rames. Les constructeurs d'aéroplanes se sont inspirés, comme nous l'avons vu, de ce procédé employé par l'oiseau.

Les Cheiroptéres sont surtout des rameurs au point de vue de la locomotion aérienne; il en était sans doute de même des Ptérosauriens de petite taille; le vol à voile au contraire paraît avoir été plutôt le fait de formes géantes de ce groupe (Ornithostoma).

Le tableau ci-dessous résume les principaux modes de locomotion aérienne en usage chez les Vertébrés (1).

- **1° Locomotion passive.**
  - *Descente en parachute.*
  - *Vol à voile.*
- **2° Locomotion active.** (*Vol ramé*)
  - **Mouvements de rame de l'aile toute entière** (*vol ramé proprement dit*).
    - **Coup d'aile oblique** (*vol ornithoptère*).
      - **Sans translation** (*vol stationnaire*)
      - **Avec translation** (*vol ramé propulsé*)
    - **Coup d'aile vertical** (*vol orthogonal*).
  - **Mouvements de rame de l'extrémité de l'aile seule** (*vol plané propulsé*).

(1) Le vol de l'Insecte, parait être, dans la plupart des cas, un *vol godillé*. Voir à ce sujet les travaux de L. Bull.

Les différents types d'adaptation à la locomotion aérienne.

Pour bien comprendre la morphologie des différents types d'adaptation des Vertébrés aériens, il est indispensable d'être renseigné sur leurs origines probables, c'est-à-dire de connaître, dans la mesure du possible, quelles ont été les adaptations antérieures des êtres dont ils proviennent, de saisir enfin, autant que faire se peut, par quel processus ces êtres ont pu passer d'une adaptation antérieure quelconque à l'adaptation à la vie aérienne. Il est bien évident, en effet, que cette adaptation des ancêtres a, en quelque sorte, tracé la voie à l'adaptation nouvelle et qu'elle constitue à proprement parler le matériel sur lequel se sont exercés les agents morphogéniques ultérieurs.

Il semble qu'on puisse assigner aux divers Vertébrés aériens trois origines probables : les uns dériveraient d'animaux arboricoles; les autres d'animaux nageurs; d'autres enfin, d'après certains auteurs, d'animaux coureurs et sauteurs.

Ces différents animaux présentent ceci de particulier que, concurremment à leur adaptation aérienne, ils possèdent encore, le plus souvent, leur adaptation originelle : nous ne pouvons savoir avec certitude, bien que cela paraisse propable pour la plupart, si les Ptérosauriens étaient arboricoles, mais nous observons que tous les Mammifères aériens actuels le sont encore. Nous savons aussi que les Poissons dits volants restent nageurs, et, que les Oiseaux à part l'exception de quelques types extrêmement spé-

cialisés, soit pour la vie aérienne elle-même, soit pour la progression par les membres postérieurs dans des conditions très spéciales (Palmipèdes) restent plus ou moins coureurs et sauteurs en même temps qu'arboricoles dans la plupart des cas. Les animaux du necton aérien sont, en somme, essentiellement des types d'adaptation dualistique (1), et, cela, à un degré beaucoup plus accentué que ceux du necton aquatique. Cette particularité s'explique par la différence de densité entre le milieu liquide et le milieu aérien : le second ne pouvant guère, en raison de sa légèreté même se prêter à autre chose qu'à une locomotion très rapide, la locomotion plus lente et la station doivent nécessairement s'effectuer en contact avec le substratum.

Certains poissons adaptés à la vie sur le fond et dont la densité est comme celle des oiseaux supérieure à celle de leur milieu (ils sont dépourvus de vessie natatoire ou n'en possédent qu'une rudimentaire) sont comparables à cet égard aux êtres aériens.

§ 1. - *Animaux aériens provenant d'animaux arboricoles* (2).

On peut les diviser en deux catégories :

Les animaux à parachute, c'est-à-dire à locomotion aérienne purement et uniquement passive ;

(1) En ce qui concerne les poissons volants on ne peut dire qu'ils soient en réalité des types d'adaptation dualistique au point de vue qui nous intéresse : leur locomotion aérienne et leur locomotion aquatique sont en effet assurées par le jeu des mêmes organes, *les nageoires pectorales*.

Chez les Chauves-souris et les Oiseaux au contraire, l'adaptation est nettement dualistique : la locomotion aérienne est assurée par les membres antérieurs ; la suspension arboricole dans le cas des premiers, la marche, le saut, le percher dans celui des seconds sont assurés par les membres pelviens.

(2) Dans ce paragraphe il ne sera point question des Oiseaux dont l'origine est encore très controversée.

Les animaux volants proprement dits, c'est-à-dire à locomotion aérienne active.

A. — *Animaux à parachute.* — Parmi les animaux arboricoles, il en est de peu différenciés encore des animaux à marche terrestre, dont l'adaptation relativement peu avancée leur permet seulement de progresser le long des troncs et des branches des arbres en s'y cramponnant à l'aide de leurs griffes.

L'Écureuil de nos bois est un type de ce genre d'adaptation, et, chacun de nous a pu voir en forêt ce gracieux animal, soit grimpant le long d'un tronc d'arbre auquel il paraît parfois accolé, soit s'élançant d'un arbre à l'autre, à travers l'espace. Les quatre membres et la queue (qu'il possède touffue et dont les poils s'écartent dans l'air) étendus, comme s'il voulait essayer de constituer par l'étalement de tout son corps une sorte de parachute momentané destiné à lui permettre de parcourir dans l'espace, sans tomber à terre, un trajet plus long (1).

Mais, si au lieu de l'écureuil commun de nos bois, nous considérons certains Rongeurs exotiques de la même famille des Sciuridés, par exemple le Sciuroptère de l'Asie et du Nord-Amérique, ou l'Eupetaurus du plateau de Kashmir, nous voyons qu'au point de vue qui nous occupe, ces animaux sont remarquablement mieux partagés. Le long de leurs flancs flotte une large membrane, constituée par un

(1) Il n'est pas sans intérêt d'attirer l'attention sur ces cas d'adaptations temporaires, sur ces dispositions physiologiques qu'affectent momentanément certains organes à l'occasion d'une fonction à remplir, et, qui sont, comme en quelque sorte, l'amorce de la différenciation morphologique qui caractérise l'adaptation permanente. J'ai eu l'occasion d'en signaler des exemples chez les Mollusques (R. Anthony : Influence de la fixation pleurothétique sur la Morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. *Ann. des Sc. nat. Zoologie* 1905) et de montrer comment des Acéphales à manteau complètement fendu peuvent disposer les bords de ce dernier de façon à constituer deux sortes de siphons physiologiques auxquels il ne manque que les soudures palléales pour être les siphons véritables et permanents que l'on rencontre chez d'autres animaux du même groupe et dont ils peuvent être considérés comme l'amorce.

reploiement de la peau reliant le membre antérieur au membre postérieur et réalisant un véritable parachute. Cet appareil, auquel on donne le nom de *patagium* ou *plagiopatagium*, est complète en avant par une autre membrane à laquelle on donne le nom de *propatagium* et qui ferme en partie le pli du coude, et en arrière par un *métapatagium* remplissant partiellement le pli fémoro-tibial.

Toujours dans la même famille, le Ptéromys, qui habite les forêts du Japon et de la Malaisie et dont la queue est

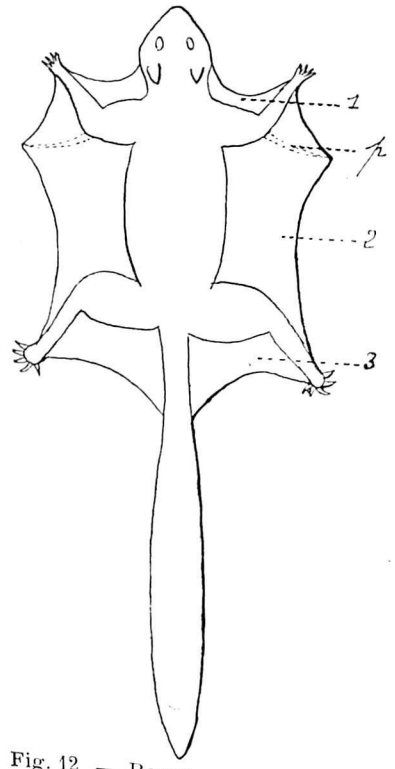


Fig. 12 — Représentation schématique de l'Anomalure. Vue dorsale. 1, propatagium ; 2, plagiopatagium ; 3, metapatagium ; *p*, processus olécranien. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*.)

touffue comme celle de l'écureuil de nos bois, présente un parachute plus perfectionné encore que celui des précédents

animaux. Chez lui, le métapatagium va directement d'une cuisse à l'autre, enserrant la base de la queue.

Enfin, chez l'Anomalure africain (fig. 12), type d'une famille très voisine de celle des Sciuridés, le patagium contient à son intérieur un long processus cartilagineux se détachant de l'olécrâne et permettant peut-être à l'animal de modifier volontairement et dans une certaine mesure l'orientation de son parachute. Ce serait une ébauche d'un appareil volant véritable, la manifestation morphologique d'une première tendance à la locomotion aérienne active (Fig. 13).

Les Marsupiaux, dans la famille des Phalangeridæ, comprennent un certain nombre de types munis de para-

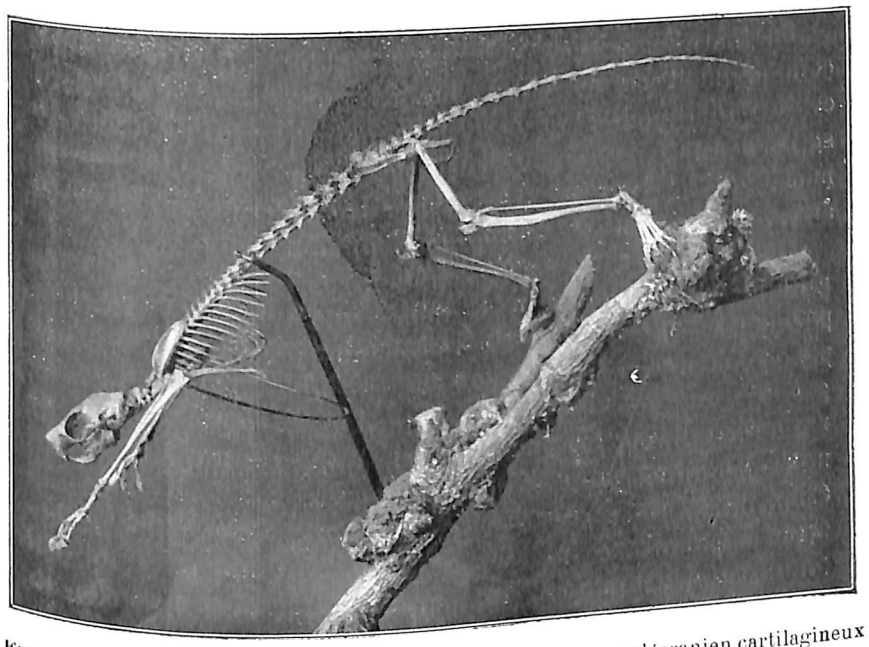


Fig. 13. — Squelette d'Anomalure pour montrer le processus olécranien cartilagineux tenseur du patagium. (Spécimen des Collections M. de Rothschild.)

chutes, le Petauroïdes, le Petaurus, et l'Acrobate, par exemple.

Chez ces trois animaux, le patagium est d'un type très voisin de celui du Pteromys. Chez le Petauroïdes et le Petaurus, la queue épaisse et touffue, et dont les poils s'étalent

dans l'air au moment de l'essor doit aider considérablement le patagium au point de vue fonctionnel. Chez l'Acrobate, enfin, la queue participe même, morphologiquement si l'on peut dire, à la disposition du parachute, par ce fait que les poils qui la garnissent sont disposés à droite et à gauche suivant un plan bilatéral.

Dans les forêts de l'Archipel malais, on rencontre un animal extrêmement curieux et spécial, que certains auteurs classent dans les Insectivores vrais, d'autres avec les Cheiroptères, d'autres prés des Lémuriens; d'autres enfin, et, avec quelque raison, semble-t-il, n'hésitent pas à le considérer comme le type d'un groupe à part; c'est le Galéopithèque. (Fig. 14).

Si cet animal ne semble pas pouvoir être considéré comme un survivant du type ancestral des Cheiroptères, il est cependant évident qu'il permet jusqu'à un certain point, de se rendre compte du genre d'évolution qu'ont subie ces animaux pour passer de l'état de Mammifères terrestres et arboricoles à celui de Mammifères volants.

Le parachute du Galéopithèque se compose d'un patagium s'étendant de la main au pied du même côté, d'un propatagium bien développé fermant, comme d'habitude, le pli du coude, et d'un metapatagium enveloppant une queue grèle, très semblable à celle de la plupart des Chauves-souris insectivores. Ce patagium est muni de muscles et de nerfs assez comparables à ceux de la membrane alaire des Chauves-souris, et, cette disposition unique chez les Mammifères à parachute indique nettement qu'au point de vue fonctionnel cet animal tend manifestement à s'écarter du type purement parachute pour se rapprocher du type volant.

Parmi les Lémuriens de Madagascar, certains Propithèques, remarquables par l'étendue des sauts qu'ils effectuent, posséderaient aussi, d'après Beddard (1), un repli cutané latéral entre le bras et le corps suggérant l'idée d'un parachute rudimentaire. Chez le Microcebus enfin, j'aî constaté l'existence d'un véritable patagium.

(1) Beddard ; *Mammalia.* (*The Cambridge Natural History*) London, 1902.

En dehors des Mammifères, les animaux à parachutes sont assez répandus parmi les Vertébrés et, comme il a été

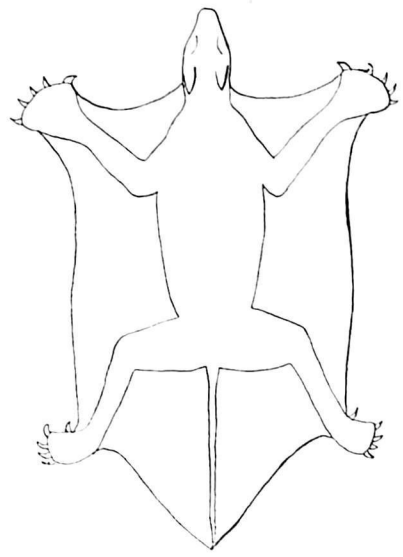


Fig. 14. — Représentation schématique du Galéopithèque. Vue dorsale. (Cliché prêté par la *Revue scientifique.*)

dit plus haut, on les trouve toujours exclusivement parmi les animaux à habitudes arboricoles.

Chez les Reptiles du groupe des Sauriens le Gecko volant (*Ptychozoon homalocephalum*, Crev.) possède sur les côtés du corps une frange remarquable, membraneuse, et, entre les doigts une palmature assez analogue à celle qu'on remarque chez les Batraciens volants dont il sera question plus loin.

Dans le même groupe, le Dragon (*Draco volans* Linn.) des Indes orientales et de l'Archipel malais possède, lui aussi, un patagium spécial et plus compliqué, et, qui contient dans son épaisseur une armature osseuse faite de prolongements des cinq ou six dernières côtes susceptibles, lorsque, l'animal est au repos, de se rabattre le long du corps (Fig. 15).

En outre, Deninger (*Naturw. Wochenschr. Neue Folge*, IX Bd. 1910) a montré que le Dragon présentait la particularité

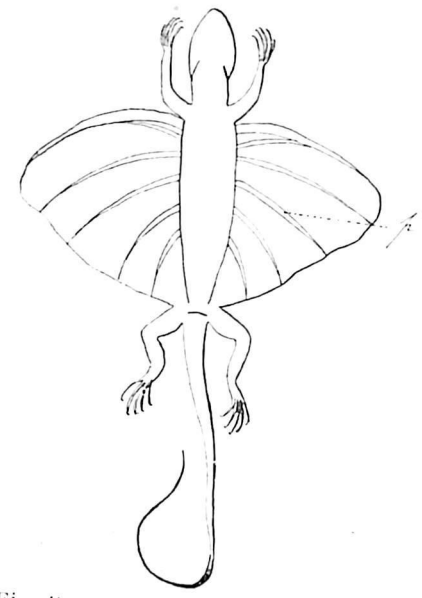


Fig. 15. — Représentation schématique du Dragon. Vue vent le; *p*, processus costaux. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*).

de pouvoir gonflér son patagium à la façon d'un ballon et de diminuer ainsi son poids spécifique.

Le Chlamydosaurus d'Australie possède enfin autour du cou un large repli membraneux en forme de fraise qui parait pouvoir également, dans certains cas, remplir le rôle d'un parachute.

Enfin, il est intéressant de rappeler le cas très spécial de certains serpents arboricoles de Borneo (*Chrysopelea ornata* Shaw) qu'a tout récemment décrit M. Shelford (1). Chez ces animaux la disposition anatomique qui parait susceptible de pouvoir retarder la chute sur le sol est extrémement spéciale.

(1) Shelford, A note on flying Snakes. *Proceed. Zool. Soc.*, 1906.

Ces serpents présentent dans leurs écailles ventrales des sortes d'articulations qui leur permettent d'applatir et d'élargir leur corps en lui donnant ventralement l'aspect d'une gouttière concave. Fig. 16).

Y parviennent-ils grâce à la contraction de muscles particuliers? cette déformation a-t-elle une origine purement passive, due à l'effet de la résistance de l'air? C'est ce que pour encore nous ignorons.

Fig. 16. — Coupes transversales schématiques, d'après Shelford du *Chrysopelea ornata* Shaw. N, à l'état normal; V, au moment de l'applatissement du corps. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*.)

B. *Animaux volants proprement dits.* L'appareil volant des Cheiroptères est un patagium comme le parachute des Mammifères dont il a été question plus haut. Mais le patagium prend chez ces animaux des proportions considérables, et, cessant d'être d'un fonctionnement purement passif, il devient un véritable organe actif du vol.

Il semble évident que les Cheiroptères dont le mode de vol rentre dans le cadre de celui de la plupart des Oiseaux (vol ornithoptère) proviennent, comme les animaux précédents, d'une souche arboricole, et, le Galéopithèque actuel peut très bien donner une idée de ce que dut être le type morphologique de leur précurseur. Tout indique chez eux, en effet, l'origine arboricole.

D'abord un certain nombre d'entre eux, les Mégacheiroptères ou Chauves souris frugivores, qu'on désigne vulgairement sous le nom de Roussettes ont conservé l'habitude de se tenir dans les arbres.

Quant aux Microcheiroptères ou Chauves-souris insectivores, si la plupart ne vivent pas habituellement dans les

arbres, elles se suspendent le jour dans des grottes d'une façon tout à fait analogue aux Roussettes. Peu importe le substratum. Certaines Chauves-souris de ce groupe, les *Cheiromeles* ont même à l'extrémité postérieure un pouce préhensile, comme les Lémuriens, les Primates et les Marsupiaux pédimanes. Ce caractère anatomique est, comme l'on sait, en rapport étroit avec l'arboricolisme.

De plus, tout dans leur organe alaire dénonce une origine patagiale, et le patagium est essentiellement, comme nous le verrons plus loin, un organe d'origine arboricole. Enfin, la forme de leurs membres postérieurs, plus particulièrement chez les Molossinés qui semblent être les moins évolués des Microcheiroptères milite également en faveur de cette manière de voir.

Le patagium des Cheiroptères comprend, comme celui des animaux précédents, trois parties essentielles :

1° Un propatagium fermant le pli du coude, mais ici très étendu et allant souvent depuis l'épaule jusqu'au poignet.

2° Un patagium proprement dit ou plagiopatagium d'une étendue considérable et soutenu par des pièces squelettiques importantes. Nous avons déjà vu chez chez d'autres animaux, chez le Dragon et l'Anomalure notamment, une ébauche de cet appareil de soutien. Chez les Cheiroptères

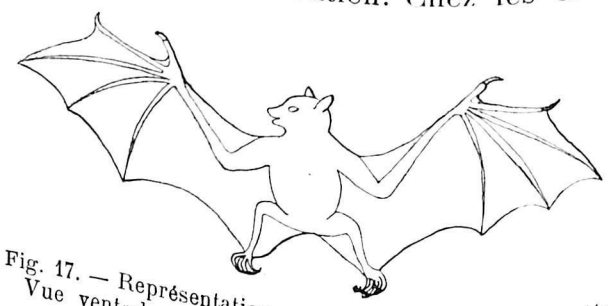


Fig. 17. — Représentation schématique de la Roussette. Vue ventrale. (Cliché prêté par la *Revue scientifique.*)

il est constitué par les doigts 2, 3, 4 et 5 de la main considérablement allongés et doués de mouvements de flexion et de rapprochement. Le bras et l'avant-bras allongés d'une façon notable sont également compris dans le patagium qui

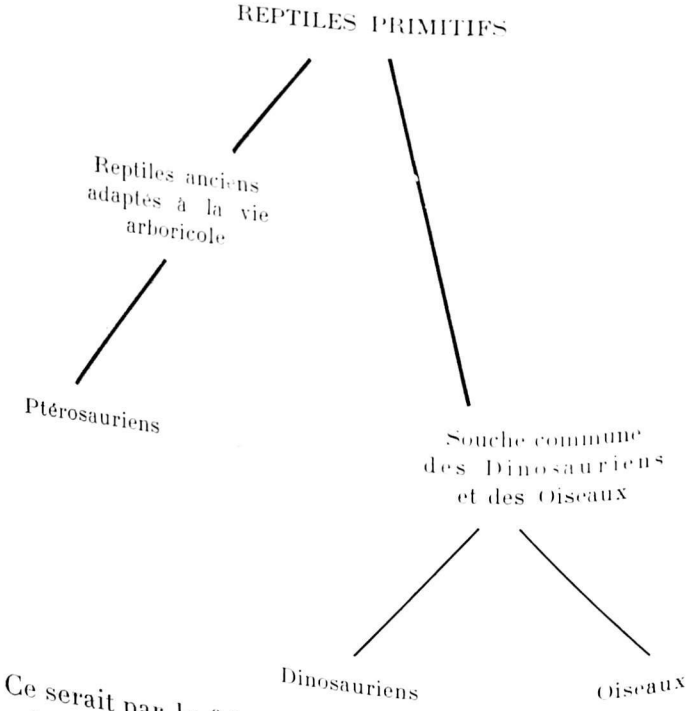
se trouve ainsi transformé en une aile véritable. Quant au doigt 1 il n'entre pas dans la constitution de la membrane alaire et, muni d'une griffe puissante, il joue simplement un rôle accessoire au point de vue de l'existence arboricole. Chez les Roussettes, enfin, très différents de la plupart des Microcheiroptères au point de vue de l'adaptation à la locomotion aérienne, le doigt 2, bien qu'entrant dans la constitution de l'aile, possède encore une griffe très puissante. (Fig. 17).

3° Un métapatagium qui est, chez la plupart des Microcheiroptères, analogue à celui du Galéopithèque, présentant en outre d'habitude comme appareil de soutènement supplémentaire, une longue apophyse cartilagineuse partant du tarse. Chez les Megacheiroptères et quelques Chauves souris insectivores, le Desmode notamment, le métapatagium est réduit à une membrane fermant simplement le pli femorotibial. Il est encore plus réduit chez le Cheiromeles.

Par les mouvements complexes d'élévation et d'abaissement qu'ils peuvent imprimer à leur organe alaire les Cheiroptères sont véritablement et activement volants.

Il existe aussi, ou mieux il existait jadis, dans le groupe des Reptiles des animaux volants proprement dits possédant un patagium analogue à celui des Chauves-souris, mais essentiellement distinct de celui des Dragons et des Chlamydosaures que nous venons d'examiner. Ce sont les Ptérosauriens qui représentent avec les Oiseaux, au point de vue adaptatif, les plus perfectionnés des Vertébrés à vie aérienne. Le Ptéranodon de la craie du Kansas parait avoir été un volateur peut-être supérieur à ceux qui existent aujourd'hui parmi les Oiseaux. Leurs premières traces se rencontrent dans le Rhétien, c'est-à-dire dans le Jurassique le plus ancien, et ils disparaissent après le Crétacé moyen. Bien que certains auteurs se basant sur les caractères morphologiques des plus évolués d'entre eux, et, prenant évidemment des convergences adaptatives pour des caractères de parenté, aient voulu en faire des proches parents des Oiseaux, les Ptérosauriens sont incontestablement des Reptiles au sens le plus étroit du mot. Au point

de vue spécial qui nous occupe, ils sont caractérisés par la présence d'un patagium jouant comme celui des Cheiroptères le rôle habituel d'organe actif dans la locomotion aérienne. La présence de ce patagium, ainsi d'ailleurs que la structure de leur extrémité postérieure, ne peut s'expliquer, comme on le verra, que par une descendance directement arboricole, de telle sorte que les rapports de parenté des Ptérosauriens et des Oiseaux paraissent en réalité être très lointains et dans l'état actuel de la documentation ne peuvent être exprimés que de la façon approximative suivante :

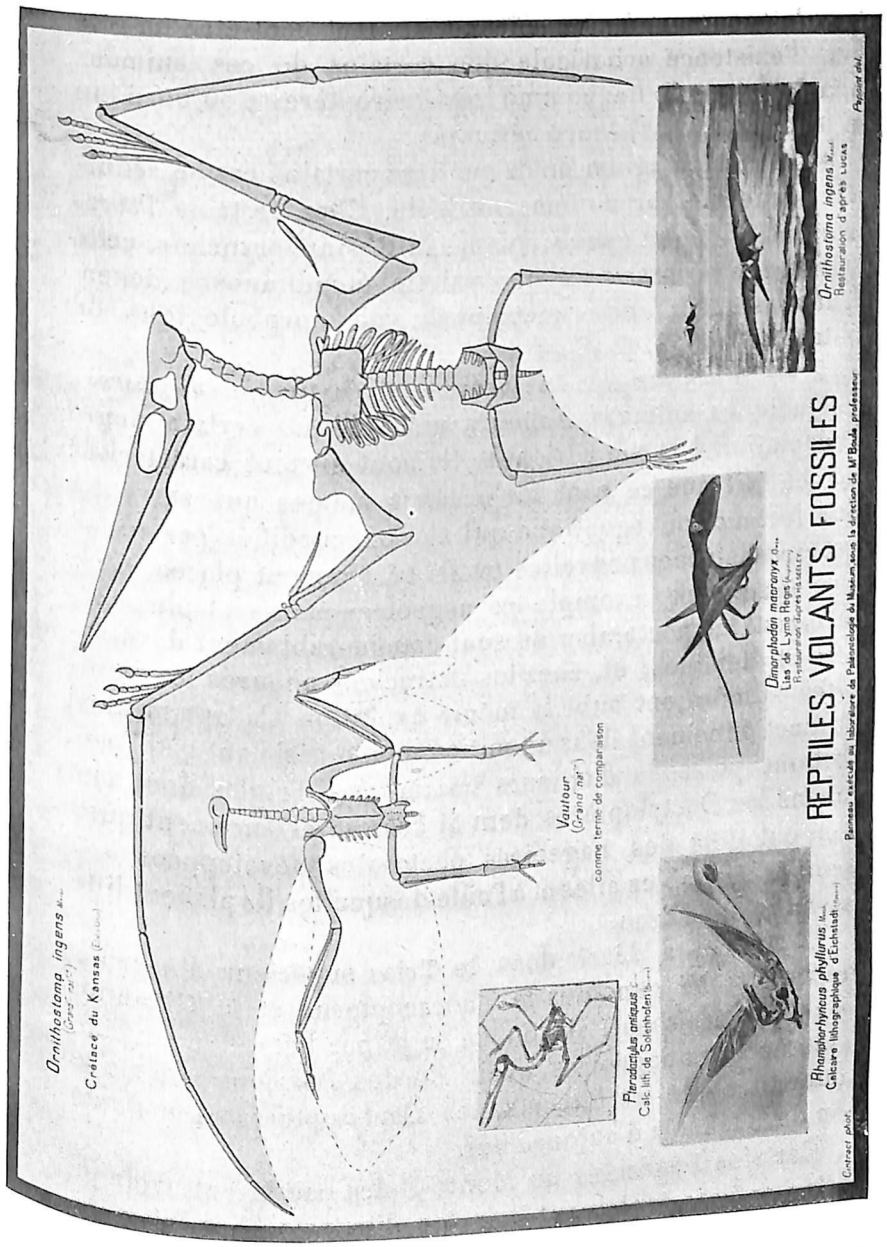


Ce serait par le fait d'une simple convergence adaptative que les Ptérosauriens et les Oiseaux en seraient venus à se ressembler.

Les organes du vol des Ptérosauriens paraissent, autant que permettent de nous en rendre compte, un certain nombre de documents paléontologiques particulièrement bien conservés, avoir été disposés de la façon suivante :

1° Un propatagium fermant le pli du coude.

2° Un plagiopatagium considérable s'étendant entre le



membre antérieur et le membre postérieur, et soutenu par

Fig. 18. — Réduction du panneau exposé aux Expositions de Locomotion aérienne. Ptérosauriens.

le doigt 5 très allongé. Le doigt 1 était absent et les doigts 2, 3 et 4 qui n'entraient pas dans la constitution de l'organe du vol étaient munis de griffes et jouaient peut-être un rôle dans l'existence arboricole que certains de ces animaux menaient sans doute, comme les Cheiroptères d'aujourd'hui en plus de leur existence aérienne.

3° Un métapatagium enfin qui dans certains cas se réduisait à une membrane fémoro-tibiale. Chez certains Ptérosauriens à longue queue comme le Rhamphorynchus, cette dernière se terminait par une palette membraneuse dépendant sans aucun doute au point de vue morphologique, du métapatagium. (Fig. 18.

§ 2. — *Animaux aériens provenant d'animaux nageurs.*

Quelques animaux nageurs ont subi un certain degré d'adaptation à la vie aérienne. Ils sont surtout caractérisés par ce fait que ce sont les organes mêmes qui servent à leur locomotion aquatique qui se sont modifiés par le fait des circonstances nouvelles où ils se trouvent placés. Chez les Poissons, par exemple les nageoires paires et plus spécialement les pectorales se sont considérablement développées et étendues, et, chez les Batraciens anoures les extrémités palmées ont subi la même évolution s'adaptant ainsi au fonctionnement dans un milieu moins résistant que l'eau. Certains poissons d'ailleurs comme les Trigles, dont sont voisins les Dactyloptères dont il sera ultérieurement question, ont déjà des nageoires pectorales développées à la façon de véritables ailes et à l'aide desquelles ils planent littéralement dans l'eau.

O. Abel (1) a décrit dans le Trias supérieur d'Autriche deux poissons ganoïdes le Thoracopterus et le Gigantopterus qui paraissent, si l'on en juge par l'étendue considérable de leurs nageoires, avoir été des Poissons volants au même titre que les Exocets, les Dactyloptères et le Pantodon de Buchholz d'aujourd'hui.

Certains Pégasidés du Monte-Bolca paraissent avoir pu, si l'on en juge également par les dimensions de leurs nageoires, posséder aussi la faculté de locomotion aérienne.

(1) O. Abel. *Yearbook of the Austrian geological Surrey*. 1905.

Les Exocets (fig. 19), les Dactyloptères et le Pantodon sont à peu près les seuls Poissons actuels à locomotion aérienne.

Chez les premiers qui appartiennent à la famille des Scombresocidæ et qui sont par conséquent proches parents

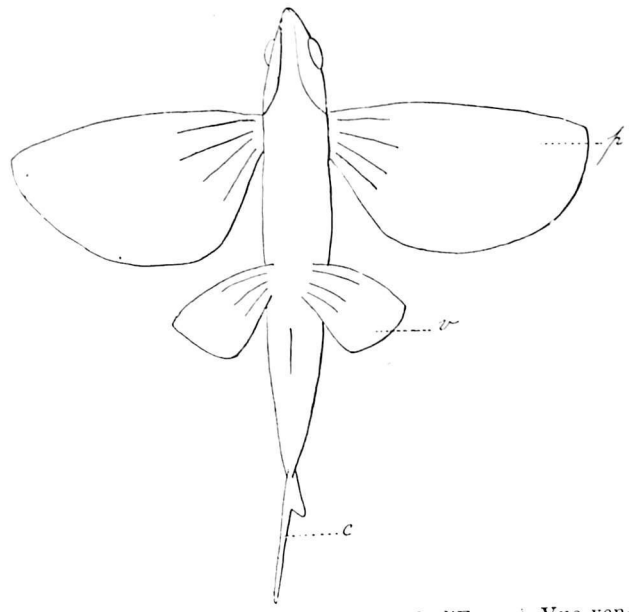


Fig. 19. — Représentation schématique de l'Exocet. Vue ventrale légèrement de 3/4: *p*, nageoire pectorale; *v*, nageoire ventrale; *c*, nageoire caudale. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*.)

des Orphies, l'adaptation aérienne est réalisée par l'allongement et l'augmentation de surface à la fois des nageoires abdominales et surtout des nageoires pectorales.

En outre, le lobe inférieur de la queue est, chez l'Exocet, considérablement allongé, et, il pourrait servir, d'après certains auteurs, à donner l'impulsion à l'animal lorsqu'il prend son essor, et, aussi, peut-être, occasionnellement, dit-on, à lui permettre de changer de direction lorsque, volant dans l'air, la partie postérieure de son corps reste plongée dans l'eau (1).

L'Exocet qui est un poisson des régions tropicales et sub-

(1) R. S. Lull. Volant adaptations in Vertebrates. *American naturalist*, 1906.

tropicales a été vu par beaucoup de navigateurs exécutant d'assez longs trajets aériens. Mais la question de savoir si ses nageoires modifiées fonctionnent comme des organes de vol actif ou comme de simples parachutes n'est pas encore définitivement tranchée. Sur ce point les auteurs ne sont pas d'accord. D'une part, Moebius (1) pense que l'organe en question est un simple parachute ; d'autre part le colonel Durnford (2) a fait remarquer que l'Exocet exécutait assez souvent hors de l'eau des vols de 500 pieds, ce qui, étant donnée la surface alaire relativement limitée de cet animal par rapport à son corps, ne semble pas pouvoir être expliqué si l'on n'admet pas de mouvements actifs de sa part.

Quoi qu'il en soit, il est naturel de supposer que les muscles des nageoires adaptés primitivement à la locomotion aquatique très comparable d'ailleurs au point de vue physiologique à la locomotion aérienne, fonctionnent également lorsque l'animal est dans l'air, les ailes battant d'un mouvement plus rapide (et ceci est d'accord avec des observations de voyageurs), en raison de ce fait que l'air offre une résistance moindre que l'eau.

Chez le Dactyloptère qui appartient au groupe des Trigles et habite la mer des Sargasses l'appareil de locomotion aérienne est constitué par les nageoires pectorales seules qui sont proportionnellement beaucoup plus considérables que celles de l'Exocet.

Quant à la queue elle est symétrique. Moseley (3) pense que, comme les Exocets, les Dactyloptères sont des animaux activement volants.

Tout récemment enfin, le docteur J. Pellegrin (4) a signalé, d'après les observations de M. Foureau, la possibilité de locomotion aérienne chez un petit poisson des

(1) K. Moebius : Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, 1878.

(2) C. D. Durnford : Flying-fish flight, and an unfixed law of Nature. *American naturalist*, 1906.

(3) Moseley. Note of a naturalist on the Challenger. London 1879.

(4) J. Pellegrin. Un poisson volant des eaux douces africaines. *La Nature*, 19 mai 1906.

eaux douces de l'Afrique équatoriale, le Pantodon de Buchholz. Les organes du vol sont encore chez cet animal les nageoires pectorales considérablement augmentées de surface et de longueur.

Les Poissons dits volants possèdent ceci de particulier et qui mérite de retenir l'attention, c'est que ce sont les seuls vertébrés capables de locomotion aérienne qui ne possèdent pas de poumons, c'est-à-dire qui soient privés des organes qui sont essentiellement ceux de la respiration dans l'air. Le fait qu'ils respirent encore à l'aide de branchies implique nécessairement que le temps qu'ils passent dans l'air ne peut être que très court, et que la locomotion aérienne n'est qu'accessoire pour eux, par rapport à la locomotion aquatique.

Le seul Batracien susceptible de locomotion aérienne est un anoure arboricole, le Rhacophore de Rheinard.

Ses extrémités, très développées, présentent une palmature extrêmement considérable. En outre, il existe chez cet animal des rudiments de propatagium et de metapatagium.

Il ne peut être question pour le Rhacophore de vol actif. Les doigts de ce Batracien sont munis de pelotes adhésives, ce qui indique un degré assez avancé d'adaptation à l'arboricolisme. L'adaptation aérienne doit donc également être considérée aussi bien chez lui que chez les Mammifères à parachute, comme un perfectionnement et en quelque sorte une conséquence de l'adaptation arboricole. Mais, comme tous les Batraciens arboricoles sont en outre et primitivement des animaux à adaptation aquatique, nous avons cru bien faire en réservant à ce paragraphe ce qui a trait au Rhacophorus, dont les extrémités sont en somme adaptées aux triples nécessités de la locomotion aquatique, de l'arboricolisme et de la locomotion aérienne.

§ 3. — *Animaux aériens paraissant provenir d'animaux coureurs et sauteurs.*

Les Vertébrés dont nous allons nous occuper se différencient, d'après certains auteurs, des premiers d'origine tercestre que nous avons étudiés en ce qu'ils ne présenteraient

aucune trace d'une adaptation arboricole immédiatement préexistante.

Tous les naturalistes s'accordent sur ce point que les Oiseaux sont de très proches parents des Reptiles, et, cette parenté déjà si évidente si l'on considère les Oiseaux actuels le devient encore davantage si l'on s'adresse à des types primitifs comme l'Archeopteryx.

Les Oiseaux débutent dans le Jurassique supérieur avec l'Archeopteryx. Comme nous venons de le dire cet animal présentait des caractères reptiliens très accusés. Il se différenciait surtout des oiseaux actuels par la présence de dents, celle d'un long coccyx composé d'une série de vertèbres, et, au point de vue qui plus particulièrement nous occupe, par la présence de trois doigts libres et munis de griffes (les doigts 1, 2, 3) à la main. Il s'en rapprochait par la forme générale de son corps, la présence de plumes et la constitution de l'extrémité postérieure qui n'a guère varié dans ses grandes lignes depuis l'époque jurassique jusqu'à nos jours. Tout porte à croire que l'Archeopteryx devait mal voler.

Certains ont voulu voir dans les Oiseaux des descendants des Dinosauriens. Cette opinion ne paraît point aux paléontologistes conforme à la vérité, mais on ne peut nier en tous cas que les Dinosauriens et plus particulièrement les Ornithopodes ne présentent, notamment par la structure du bassin et des extrémités postérieures la plus grande analogie avec les Oiseaux. Si les Dinosauriens ne sont pas les ancêtres des Oiseaux, ils peuvent, en tous cas, dériver de la même souche, et il paraît probable que ces deux groupes d'animaux ont eu un ancêtre commun préjurassique, actuellement encore inconnu.

Les Dinosauriens ornithopodes étaient de grands Reptiles adaptés à la course bipède et au saut un peu comme les Kangurous actuels ; comme eux, ils affectaient sans doute une attitude plus ou moins dressée et présentaient avec un développement considérable des membres pelviens une réduction marquée des membres thoraciques.

Cette attitude, ces caractères morphologiques se retrouvent plus ou moins modifiés chez les Oiseaux, et, cela a

permis de conjecturer qu'ils dérivent sans doute de Reptiles bipèdes coureurs et sauteurs, munis d'une longue queue (caractère que l'on retrouve d'ailleurs chez l'Archeopteryx), se rapprochant en somme des Dinosauriens.

Sans qu'on puisse se rendre exactement compte des facteurs primaires qui ont pu transformer le Reptile préaviaire hypothétique, bipède, coureur et sauteur en oiseau, on conçoit aisément, et, Francis Nopcsa (1) par une ingénieuse suite d'hypothèses, nous les a récemment indiquées, les différentes étapes par lesquelles a pu passer cet animal dont les membres thoraciques réduits se sont allongés peu à peu et qui, par la présence des plumes, a pu augmenter progressivement la longueur de ses sauts pour devenir un véritable organisme aérien. (Fig. 20).

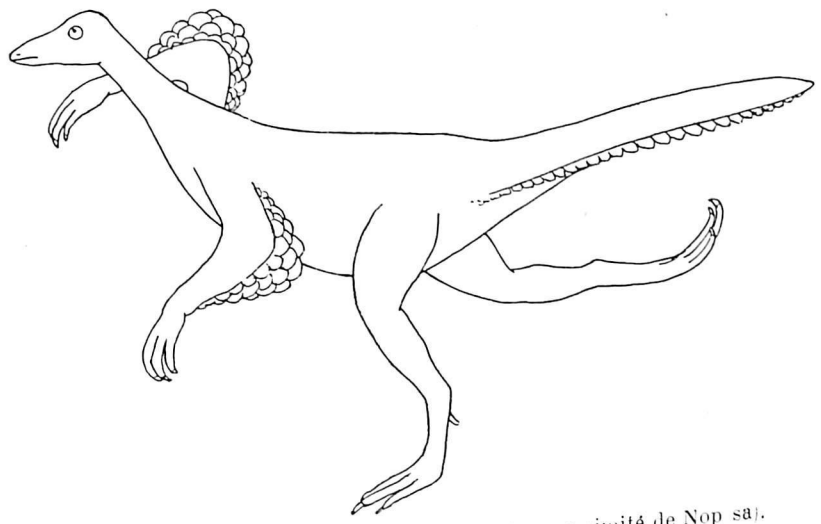


Fig. 20. — L'ancêtre hypothétique des Oiseaux, imité de Nopcsa.

L'appareil de locomotion aérienne des Oiseaux est constitué par un ensemble d'organes épidermiques spéciaux, les plumes ; celles, particulièrement longues et résistantes qui sont implantées le long du bord externe du membre thoracique prennent, comme l'on sait, le nom de rémiges. Elles

(1) Francis Nopcsa : Ideas on the origin of flight. *Proceed. Zool. Soc.*, 1907.

Fig. 21. — Réduction du panneau exécuté au laboratoire de Paléontologie du Muséum sous la direction du professeur M. Boule, et exposé aux Expositions de Locomotion aérienne. Oiseaux fossiles.

constituent l'aile qui remplace fonctionnellement le plagiopatagium des Mammifères volants et des Ptérosauriens (1).

L'aile est, au point de vue de la locomotion aérienne, un organe des plus perfectionnés.

La main des Oiseaux, dérivant d'une main sans doute analogue à celle des Dinosauriens est très réduite et ne comporte que trois doigts. Le doigt 1 baucoup plus court que les autres n'est plus qu'un organe résiduel ne participant guère à la constitution de l'appareil du vol ; c'est à sa base que s'attache l'aile bâtarde. Les doigts 2 et 3 dont les parties constitutives proximales sont plus ou moins synostosées dans le sens latéral, donnent comme le cubitus attache aux rémiges.

La queue, organe essentiel de direction, est constituée comme l'aile de longues plumes résistantes attachées au coccyx et auxquelles on donne le nom de rectrices.

Se basant sur la forme et la constitution de l'extrémité antérieure du type aviaire le plus primitif et le plus ancien, l'Archeopteryx, Hay (*Proc. Wash. Ac. Sc.* XII, 1910) a soutenu tout récemment que les oiseaux dérivaient directement de formes reptiliennes arboricales. La spécialisation à la vie aérienne est actuellement telle chez les oiseaux qu'il paraît difficile de trancher cette question dans un sens ou dans l'autre.

(1) Il convient de signaler la présence de la membrane axillaire fermant, comme son nom l'indique, le pli de l'aiselle et tendue par un faisceau musculaire spécial C'est un rudiment de plagiopatagium, mais qui ne semble pas avoir la même origine que celui des Vertébrés à parachute. Il existe également une membrane fermant le pli du coude, et dont le rôle physiologique est celui d'un propatagium.

Considérations sur les caractères morphologiques des Vertébrés adaptés à la Locomotion aérienne.

Il nous reste maintenant à passer en revue les caractères morphologiques dont l'ensemble constitue l'adaptation à la locomotion aérienne, d'essayer de les expliquer d'une façon rationnelle par l'action des facteurs évolutifs et de nous rendre compte enfin comment les différents organismes issus de types à adaptations dissemblables en sont arrivés à se ressembler par le fait de l'identité des conditions d'existence.

§ 1. — Caractères d'adaptation du corps.

A. *Forme générale.* — Le corps de l'Oiseau, ainsi d'ailleurs que de tous les autres Vertébrés volants, affecte, de même que celui des animaux à locomotion aquatique, la forme d'un ovoïde biacuminé à grosse extrémité antérieure. La présence de la tête qui n'est grosse que chez certain oiseaux volant mal, comme les Calaos, n'altère guère la forme de cet ovoïde, car le plus souvent pendant le vol l'oiseau la ramène en haut vers le tronc ou l'abaisse. Quant aux pattes postérieures, ou ellesse replient sous le corps, ou elles s'étendent en arrière, comme chez les Hérons par exemple, complétant ainsi la forme effilée de la partie postérieure du corps de l'animal. Alix (1) a comparé le corps de l'Oiseau a une barque dont les ailes seraient les rames et la queue le gouvernail Cette forme générale est en rapport avec l'action morphogénique du milieu aérien, comme la forme des animaux nageurs l'est avec celle du milieu aquatique.

Reprenons une expérience analogue à celle dont nous

(1) Edm. Alix. *Essai sur l'appareil locomoteur des Oiseaux*. Th. Doct. ès-Sciences Paris 1874.

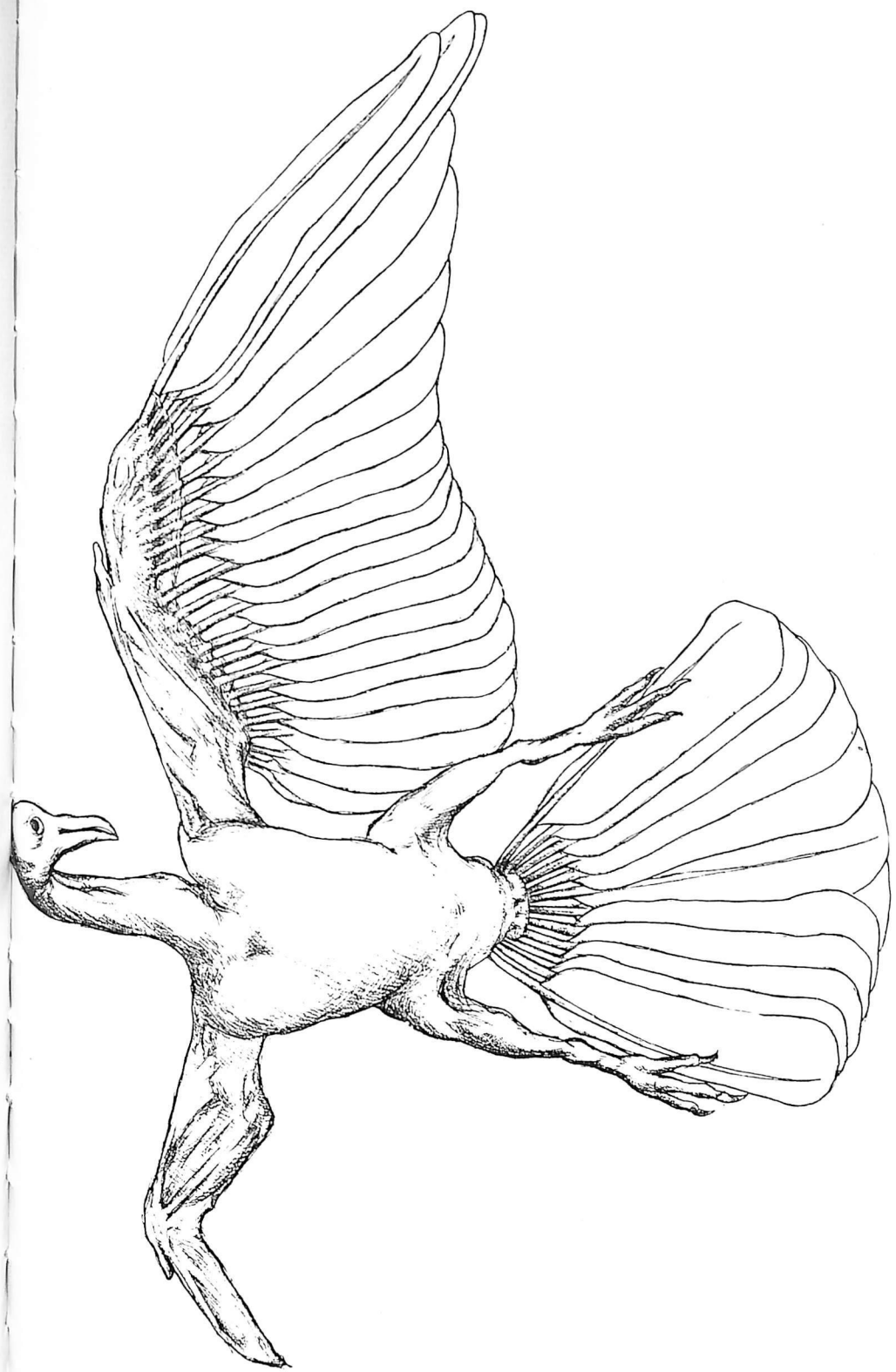


Fig. 22. — La disposition des rémiges et des rectrices chez le Pigeon. (Forme d'aile rameuse.)

avons parlé plus haut (pages 8 et 9). Supposons un corps plastique, mais insoluble, ayant la forme d'un prisme rectangulaire par exemple, et, faisons-le progresser dans l'eau; nous verrons, d'une part, que ses angles antérieurs créent une résistance qui tend à ralentir sa vitesse et, que, d'autre part son arrière étant de forme carrée il se forme derrière lui un vide, une aspiration qui tend à l'attirer en arrière, suivant une direction opposée au sens de sa progression. Peu à peu, et au bout d'un temps plus ou moins long, les angles s'effaceront, et il arrivera un moment où le corps se trouvera en équilibre avec son milieu, s'y sera adapté, ayant pris la forme pour laquelle les résistances à sa surface seront les moindres; en fin de compte, il affectera une forme biacuminée qui est celle pour laquelle la résistance est réduite au minimum.

Si nous observons le corps ainsi modifié nous voyons que sa plus large section, son maitre-couple, pour employer l'expression d'usage, est située plus près de son avant que de son arrière, autrement dit, que son extrémité antérieure est moins effilée que son extrémité postérieure. En outre, la forme de son arrière sera fonction de celle de son avant, et plus l'avant sera effilé, plus l'arrière le sera également. De plus, plus la vitesse de progression sera grande, plus les formes seront aiguës.

La même chose se vérifie d'une façon très exacte sur les animaux nageurs, et, le Maquereau, nageur essentiel de vitesse, en est un bon exemple.

Depuis très longtemps on tient compte de ces faits dans la construction des bateaux, et, leur importance ne semble pas avoir échappé aux constructeurs d'aéroplanes.

B. — *Caractères spéciaux des téguments.*

C'est également à cette action du milieu extérieur qu'il convient de rattacher les caractères morphologiques spéciaux que présentent les téguments des animaux aériens.

Il convient de remarquer d'abord que, de même que les écailles des Poissons, les plumes des Oiseaux et leurs parties constitutives sont inclinées dans le sens de la progression.

Cette inclinaison très accentuée chez les Oiseaux pour lesquels le vol est le mode de locomotion le plus ordinaire, est moins accusée chez ceux qui ne volent pas. Chez l'Autruche *Struthio camelus* L. les plumes sont toujours plus ou moins dressées et présentent en certaines régions du corps du moins un aspect spécial de touffes. Si l'on se fie aux documents que nous possédons à cet égard, il en était de même du Dronte *Didus ineptus* L., du moins dans la région de la queue. Cet oiseau sorte de Pigeon gigantesque qui habitait jadis l'île Maurice, et, qui est actuellement disparu était également inapte à voler, si l'on en juge par l'ensemble de ses caractères morphologiques.

Au point de vue de l'action mécanique du milieu sur les formations tégumentaires, il est intéressant aussi de rapprocher l'adaptation aérienne de l'adaptation aquatique.

Quand on observe les animaux adaptés à la nage, on remarque que les productions cutanées, écailles pour les Poissons, poils pour les Mammifères nageurs sont d'autant plus réduites que l'adaptation est plus avancée. Alors que les Poissons moyens nageurs, comme la Carpe et la Perche, ont, le plus souvent, des écailles bien developpées et que les Mam-

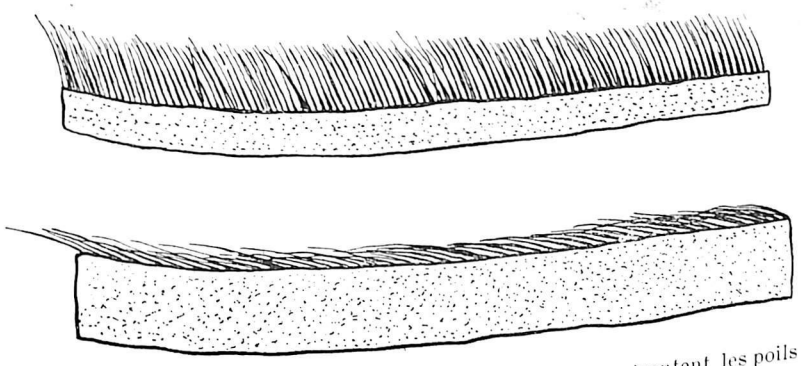


Fig 23. — Schéma destiné à montrer l'aspect différent que présentent les poils chez un Carnassier terrestre (Chien) et chez un Carnassier aquatique (Otarie). En haut : Chien; en bas : Otarie.

mifères marins d'une adaptation aquatique encore peu avancée comme la Loutre, les Phoques et les Otaries possèdent des poils encore assez allongés, on remarque que les nageurs

de grande vitesse ont perdu leurs écailles ou leurs poils : le Thon et le Maquereau d'une part, les Cétacés de l'autre, ont

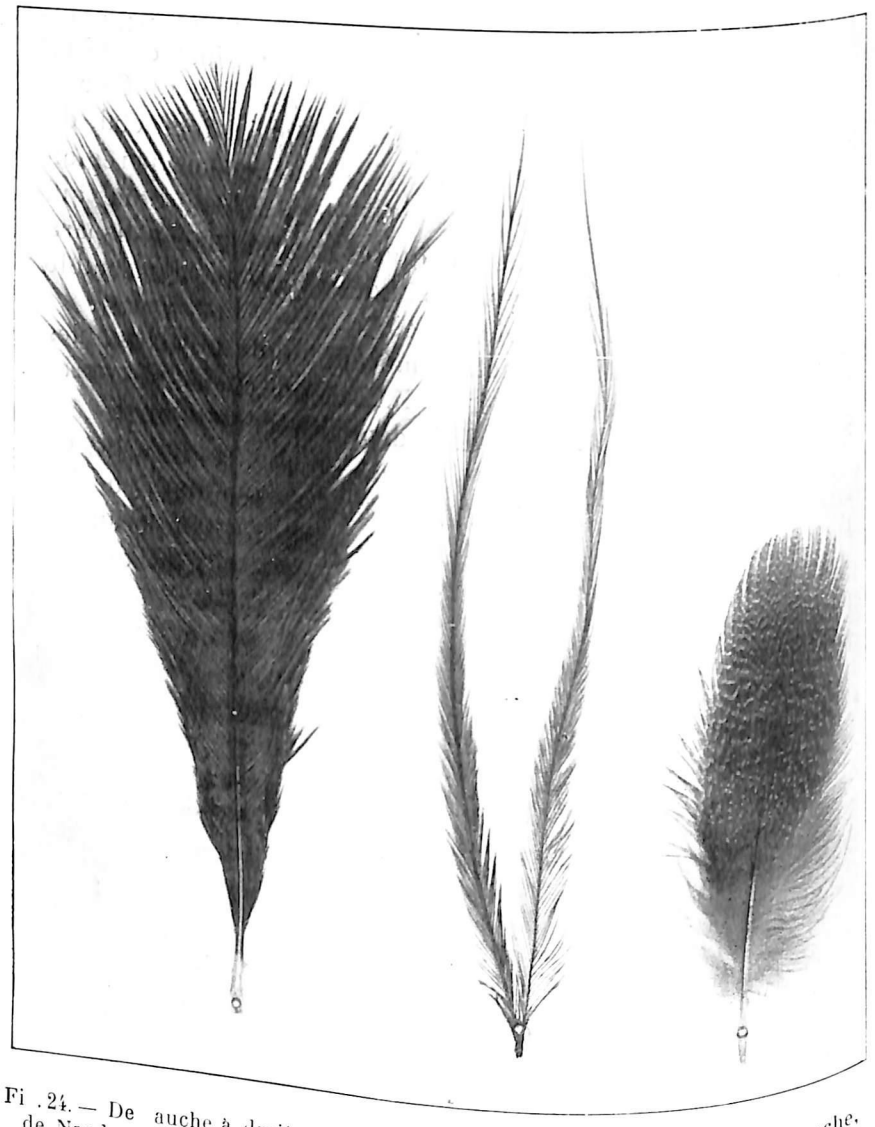


Fig. 24. — De gauche à droite, plumes de la région latérale du corps d'Autruche, de Nandou (Oiseaux adaptés à la marche terrestre), de Canard (Oiseau adapté à la locomotion aérienne et à la vie aquatique).

la peau à peu près complètement nue. Tout se passe comme si l'action mécanique de l'eau s'était opposée de plus en

plus à mesure que la vitesse de progression augmente au développement de ces formations cutanées, quelle commence par incliner d'avant en arrière, qu'elle réduirait ensuite et ferait enfin disparaître. (Fig. 23).

On remarque chez les Oiseaux les manifestations du même processus morphogénique qui s'accuse d'abord par l'inclinaison des plumes et se poursuit ensuite chez les Oiseaux nageurs par leur polissage et leur réduction progressive, l'action du milieu liquide étant plus intense que celle du milieu aérien. (Fig. 24).

C. — *Densité générale et conditions d'équilibre.*

La légèreté du corps par rapport au développement de sa surface est une des conditions de la locomotion aérienne. Elle est réalisée chez les Oiseaux par la présence de sacs aériens en communication avec les poumons, et, dont l'Oiseau en modifiant l'amplitude de ses mouvements respiratoires, peut augmenter ou diminuer le contenu, faisant ainsi varier son poids spécifique, suivant les circonstances. Elle est réalisée aussi par la pneumaticité osseuse. Ce dernier caractère se retrouve d'ailleurs chez les Ptérosauriens.

On a voulu rattacher directement la pneumaticité osseuse à l'adaptation à la vie aérienne. Il semblerait aujourd'hui qu'il n'en est rien et que ce caractère est antérieur à l'acquisition de l'habitude de voler : beaucoup de Dinosauriens le possédaient en effet. Il est donc vraisemblable que développée sous l'influence de causes morphogéniques encore inconnues la pneumaticité osseuse s'est conservée et accusée davantage chez les animaux volants, par le fait de la sélection naturelle dont l'intervention est parfaitement compréhensible en cette circonstance. Les rachis des grandes plumes des Oiseaux enfin, sont creux sur une certaine longueur et cette particularité contribue également à diminuer la densité générale du corps de l'animal. Les sacs aériens sont surtout situés dans les régions dorsales. D'autre part, les organes lourds (muscles pectoraux, cœur, foie, viscères et plus particulièrement le gésier) sont situés dans les régions abdominales, obéissant ainsi tout naturellement aux lois de la pesan-

teur. Il en résulte que le centre de gravité de l'Oiseau se trouve placé dans la région ventrale et que ce dernier suspendu en quelque sorte par ses ailes insérées au-dessus de son centre de gravité se trouve ainsi en équilibre stable. Les Cheiroptères par le fait du grand développement de leurs muscles pectoraux ont le centre de gravité placé sensiblement de la même façon que les Oiseaux.

Néanmoins, et ainsi qu'il a été expliqué plus haut, les Vertébrés aériens sont plus lourds par rapport au milieu où ils évoluent que les Vertébrés aquatiques du necton (Poissons exclusivement nageurs) par rapport au leur. Il s'ensuit, qu'en dehors de la progression, leur organisme doit subvenir aux nécessités de la sustentation. Ces nécessités n'existent pas pour les organismes aquatiques qui, par le fait de leur densité relative, sont toujours en équilibre dans le milieu liquide. C'est en raison de ces conditions différentes que les Oiseaux et les Cheiroptères possèdent de si larges ailes, pouvant à la fois servir d'organes de progression et de sustentation, alors que les nageoires paires des Poissons sont beaucoup plus réduites en surface. Leur rôle sustentateur est généralement très faible.

§ 2. Caractères d'adaptation de l'aile

A. — *Origine mécanique du patagium, de l'aile patagiale et de l'aile pennée.*

Quelle est la signification morphologique du patagium? Comment et par quel processus un organe aussi spécial a-t-il pu se développer? Faire intervenir la seule sélection naturelle et dire qu'il existe parce qu'il était avantageux à l'animal arboricole pour changer de demeure sans être obligé de redescendre à terre n'est pas, on le conçoit, une explication dont on puisse se contenter. Si elle suffit pour permettre de se rendre compte des raisons qui ont fait que cet organe persiste, elle ne nous dit pas comment il a pu naître. C'est là précisément ce qu'il est vraiment intéressant et utile de rechercher: les causes mécaniques réelles, les facteurs morphogéniques directs qui ont pu déterminer la production du patagium et de ses annexes.

M. Edm. Perrier a donné à ce propos, dans son cours au Muséum d'Histoire naturelle (1907), une explication qui semble être des plus plausibles. Il convient de remarquer tout d'abord, que les arboricoles, et les arboricoles seuls, possèdent un patagium. Lorsque nous regardons des animaux du type des Ecureuils et que nous les voyons accolés le long des troncs des arbres, nous comprenons très aisément l'étalement qu'a dû subir, au cours des générations, le corps des animaux qui menaient un genre de vie analogue, et, cela, pour la même raison que les Patelles de nos côtes, les Planaires et en général les animaux vivant appliqués sur des surfaces dont ils ne s'écartent pas, se sont étalés en quelque sorte, pour la même raison que les cellules des membranes séreuses ont pris la forme pavimenteuse que les histologistes connaissent bien. Cet étalement le long des troncs des arbres paraît, en effet, avoir été la cause première de la formation du patagium chez les arboricoles, et, si cet organe s'est conservé et développé chez eux, c'est sans doute par le fait de la sélection naturelle, parce qu'il leur était éminemment utile pour passer d'un arbre à l'autre sans être obligés de retourner sur le sol.

On ne rencontre jamais de patagium chez des animaux à existence exclusivement terrestre où il ne serait d'aucune utilité et constituerait même un obstacle à leur locomotion, cet organe étant purement passif et ne pouvant en aucun cas servir à l'animal à prendre son essor en partant directement du sol; si par le fait de facteurs morphogéniques quelconques, un semblable organe s'était développé chez un animal non arboricole, il est évident que par sélection naturelle il eût disparu.

Le propatagium et le métapatagium paraissent avoir la même origine, et, on peut concevoir, en outre, que l'extension limitée des articulations du coude et du genou, jointe à l'action amincissante de la pression aérienne ait été aussi pour quelque chose dans leur production.

L'aile proprement dite, organe du vol actif, résulte chez tous les êtres aériens actuels ou fossiles, comme la nageoire

pectorale chez les Poissons, d'une transformation du membre antérieur. Elle se rencontre parmi les Vertébrés, comme nous l'avons vu, dans trois catégories d'êtres: les Cheiroptères, les Ptérosauriens et les Oiseaux. Chez les deux premiers, cette aile est un patagium transformé, c'est-à-dire, une membrane continue, tendue par les os du membre antérieur et plus spécialement de la main ; chez les troisièmes, c'est une aile pennée munie par conséquent, de formations cutanées spéciales, dont la cause de développement excessif paraît encore difficilement explicable et qui remplacent fonctionnellement la membrane du patagium paraissant même constituer un dispositif plus perfectionné pour la locomotion aérienne.

Néanmoins, qu'elle soit patagiale ou pennée, l'aile, organe de la locomotion aérienne active présente un certain nombre de caractères communs qui vont être examinés dans les paragraphes suivants.

B. — *Allongement des articles du membre thoracique.* Chez tous les Vertébrés à locomotion aérienne, on observe l'allongement du membre antérieur tout entier. La sélection naturelle est sans doute intervenue pour assurer la conservation de cette disposition indispensable à l'exercice du vol. Chez les Chauves-souris l'allongement porte sur l'humérus, les os de l'avant-bras et surtout, comme nous l'avons vu, sur les quatre derniers doigts de la main ; chez les Ptérosauriens, dont l'humérus et les os de l'avant-bras sont aussi très longs, c'est parmi les doigts de la main, le cinquième seul qui s'est allongé. Chez les Oiseaux, la main réduite se prolonge par les rémiges marginales qui continuent l'aile jusqu'à son extrémité.

En rapprochant, à ce point de vue de l'allongement des articles du membre locomoteur, les Vertébrés aériens des Vertébrés aquatiques, on s'aperçoit que la nageoire pectorale de ces derniers, même chez les types où elle est le plus allongée, comme certains Teleostéens ou le Globicéphale et le Mégaptère parmi les Cétacés, l'est beaucoup moins par rapport aux dimensions somatiques que l'aile des Cheiroptères ou des Oiseaux. En dehors des nécessités de la sustentation en un milieu très peu dense (voy. page 54),

la raison en est facile à saisir. Reportons nous, à la figure 25 où la nageoire (ou l'aile) est représentée par la ligne A B, B étant son point d'attache, A son extrémité, *p* le point d'insertion des muscles abaisseurs dont la puissance est représentée par la force P, et, R la résistance du milieu liquide ou aérien. Pour que le membre puisse déployer la force suffisante à faire progresser le corps, il faut que l'on ait :

$$P \times p\,B > R \times A\,B.$$

Plus R, c'est-à-dire la résistance du milieu, sera faible, plus il faudra que AB soit long et que P soit puissant pour que l'équilibre soit maintenu. Or le milieu aérien, est beaucoup moins résistant que le milieu liquide. Et, c'est encore pour cette

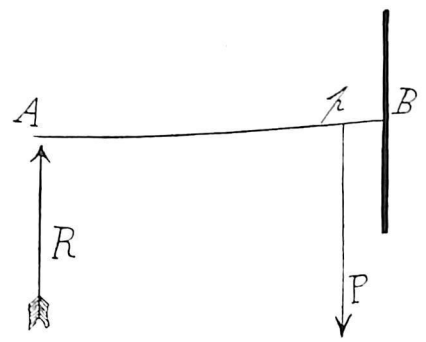


Fig. 25.

raison que l'adaptation à la locomotion active dans l'air comporte un membre locomoteur plus allongé et des muscles moteurs plus développés que l'adaptation à la locomotion aquatique.

D'ailleurs, les Oiseaux chez qui les ailes servent uniquement à la nage concurremment avec les pattes, les Pingouins, par exemple, les possèdent beaucoup plus courtes que les autres Oiseaux, et d'autre part, les Poissons capables d'une locomotion aérienne qui est peut-être, dans quelque mesure, active, si l'on en croit certains auteurs, sont précisément caractérisés par des nageoires pectorales beaucoup plus longues que celles de leurs congénères immédiats exclusivement aquatiques.

Enfin, comme il a été dit plus haut, on peut considérer que les dimensions considérables de l'aile des Vertébrés aériens est en rapport avec le rôle sustentateur quelle a à remplir et que les proportions réduites de la nageoire pectorale des Poissons correspond à l'inutilité de ces fonctions sustentatrices.

On parvient aussi, à comprendre pourquoi l'aile est généralement beaucoup plus courte chez les animaux qui affectionnent un mode de vol particulièrement actif que chez ceux qui recourrent au vol plané ou au vol à voile. L'aile du Moineau est proportionnellement beaucoup plus courte que celle de l'Albatros ou de la Frégate ; et le Trigle, qui plane souvent dans le milieu liquide, possède des nageoires pectorales beaucoup plus allongées que celles des Poissons rameurs.

C. — *Rigidité du bord antérieur de l'aile.*

Cette disposition essentielle et caractéristique des Vertébrés aériens rameurs est en étroit rapport avec la suivante. Elle est assurée chez les Chauves-souris par le bord antérieur de la portion distale de l'avant-bras et par celle des doigts 2 et 3, chez les Ptérosauriens par le doigt 5 et chez les Oiseaux rameurs enfin par la main et la rémige marginale particulièrement solide.

Dans l'adaptation à la locomotion aquatique ce même caractère s'observe également, et, chacun sait que le premier rayon des nageoires des Poissons téléostéens du necton est habituellement plus résistant que les autres.

Chez les Oiseaux voiliers on sait que les premières rémiges sont généralement au contraire plus ou moins molles.

D. *Épaisseur relative des bords antérieur et postérieur de l'aile.*

Un autre caractère extrêmement important de l'aile est celui de l'épaisseur relative de ses bords antérieur et postérieur. Nous avons vu plus haut comment le frottement incessant du milieu liquide modifiait les formes des solides soumis à son action.

Il n'est pas que les corps arrondis qui la subissent, il en est de même aussi des corps de forme applatie : c'est ainsi que dans les nageoires des Poissons, le rayon qui constitue

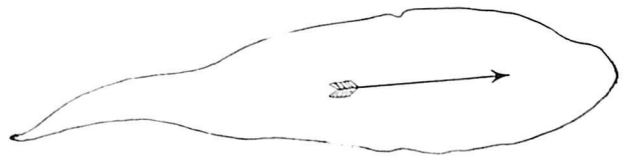


Fig. 26. — Coupe antéro-postérieure verticale d'un lobe de la nageoire caudale d'un Mesoplodon. La flèche indique le sens de la progression de l'animal. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*).

le bord antérieur est généralement plus épais que les suivants, et il en est de même des Cétacés aussi bien pour les ventrales et la caudale que pour les pectorales, bien que les premières étant uniquement constituées de tissu fibro-adipeux l'influence squelettique ne puisse entrer en jeu. (Fig. 26).

Ce qui se passe dans le milieu liquide se passe également dans le milieu aérien. Les Oiseaux ont l'aile beaucoup plus épaisse en avant qu'en arrière. Il en est de même des Chauves-souris et des Ptérosauriens. Chez ces différents animaux, les pièces squelettiques assurent à la fois l'épaisseur et la rigidité du bord antérieur. Et, il n'est pas enfin jusqu'aux organismes végétaux qui n'obéissent à cette loi, ainsi qu'on peut le constater en observant les samarres des Erables (fig. 27), dont les deux ailes sont munies en avant d'une partie rigide et épaissie. alors qu'en arrière elles sont

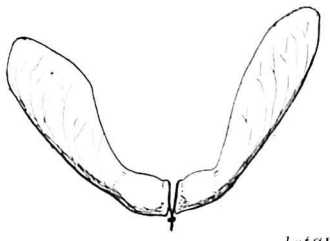


Fig. 27. — Fruit d'*Acer platanoïdes* L. (Cliché prêté par la *Revue scientifique*).

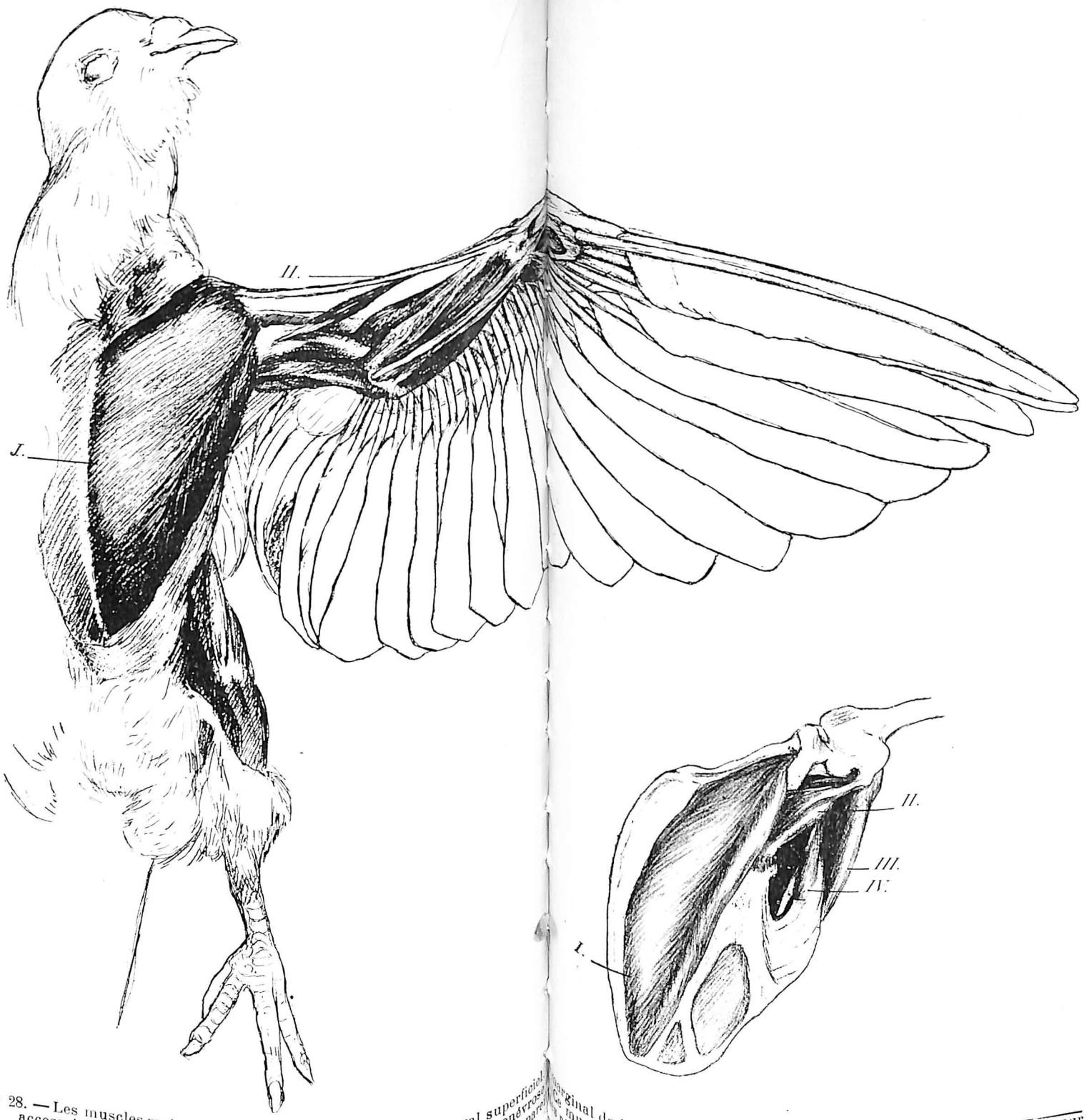


Fig 28. — Les muscles moteurs de l'aile chez le Pigeon. *I*, pectoral superficial accessoire de la membrane s'insérant du côté proximal sur l'aponévrose famille des Colombidæ). A la face inférieure de l'avant-bras est l'appare *II*, coraco-huméral. *III*, grand dorsal. *IV*, sous-scapulaire.

rginal de la membrane alaire, dont le tendon est croisé par un tenseur
muscle, qu'on ne rencontre pas chez tous les Oiseaux, existe dans la
ènes. — Couche profonde. Muscles releveurs : *I*, pectoral profond.

molles, minces, se terminant par atténuation progressive. La souplesse et la minceur du bord postérieur de l'aile permettent à ce dernier de se mettre dans la direction des filets fluides à la sortie ce qui, atténuant les remous à l'arrière, est une condition favorable à la progression.

Dans la construction d'un grand nombre de nos aéroplanes actuels, et suivant les idées d'Edmond Seux, on a d'ailleurs déjà tenu compte de ces faits. Dans les appareils de Wright notamment le bord antérieur ou d'attaque est arrondi, le bord postérieur effilé.

E. — *Forme de l'extrémité de l'aile.*

L'aile de tous les Vertébrés rameurs présente le caractère général d'être plus ou moins aigüe à son extrémité. (Fig. 29).

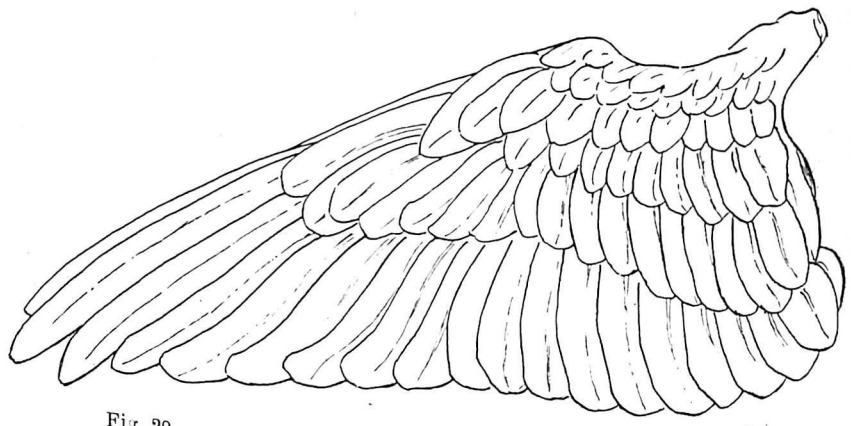


Fig. 29. — Type d'aile rameuse. Epervier (*Accipiter nisus* L.).

Pour nous expliquer ce fait, considérons la figure 30, dans laquelle l'aile est représentée d'une façon schématique et conventionelle par la ligne AB. Le point d'attache sur le thorax est en B. Représentons par P la force des muscles pectoraux superficiels abaisseurs de l'aile appliquée en *p*; par R celle de la résistance de l'air s'exerçant en un point quelconque de l'aile, *r* par exemple. Pour que l'action des muscles pectoraux superficiels soit effective et que l'oiseau puisse être propulsé, il faut évidemment que le moment de la force P par rapport au point B soit supérieur à celui de la

force R par rapport à ce même point B. Si, au lieu du point *r*, nous considérons le point *r'*, plus éloigné de B que ne l'est *r*, nous nous rendons aisément compte que pour que le moment de force R' soit encore inférieur à celui de la force P il faut que, puisque le bras de levier B*r'* est plus long que le bras de levier B*r*, la force R' soit plus petite que la force R. Pour un point d'application tel que *r''* on devra avoir également.

$$R'' < R' < R.$$

Or R'' ne peut être plus petit que R' et R' plus petit que R qu'à la condition que l'aile diminue de surface à mesure qu'on

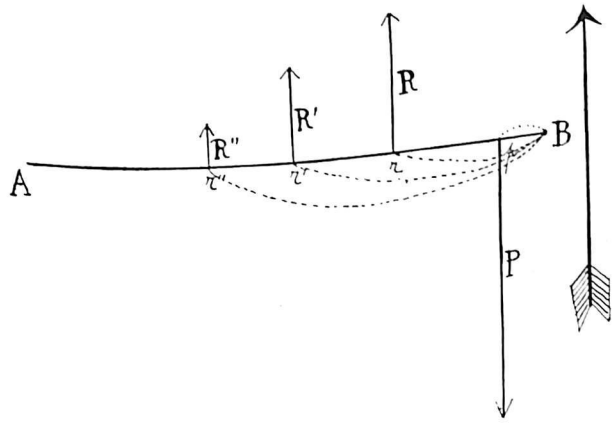


Fig. 30.
Cliché prêté par la *Revue scientifique*).

s'approche de son extrémité, puisque la résistance de l'air s'exerçant sur l'aile est proportionnelle à la surface de cette dernière.

Si l'aile n'allait pas ainsi en diminuant progressivement de surface jusqu'à son extrémité, la résistance deviendrait telle à mesure qu'on s'éloignerait du point d'attache que le vol serait impossible. En outre la pression, comme l'on sait, augmente très rapidement avec la vitesse, et, l'extrémité de l'aile se déplaçant beaucoup plus rapidement qu'un point quelconque plus rapproché de son attache, il en résulte une raison de plus pour que la surface soit très petite à son extrémité.

Ce type d'aile aigüe se rencontre non seulement chez

tous les Oiseaux rameurs comme l'Epervier ou le Pigeon, mais aussi chez les Chauves-souris qui sont aussi des organismes aériens rameurs. Les documents paléontologiques que l'on possède sur les Ptérosauriens indiquent également une forme acuminée de l'aile et permettent de supposer que le vol de ces Reptiles se rattachait surtout au type de celui des Oiseaux rameurs.

L'aile voilière en général est arrondie et obtuse, et l'écartement des rémiges terminales lui donne une apparence découpée. Elle se présente avec cet aspect chez les Oiseaux coutumiers du vol à voile et du planement comme l'Aigle, la Buse et le Vautour. La forme obtuse de l'aile voilière paraît être en rapport avec l'absence des causes qui déterminent l'acumination de l'aile des rameurs ; l'écartement des rémiges terminales semble être le résultat de l'action de la poussée du vent qui est nécessairement plus effective à mesure que l'on s'éloigne d'avantage du point d'attache. (Fig. 31).

Entre l'aile rameuse dont la plus longue rémige est sou-

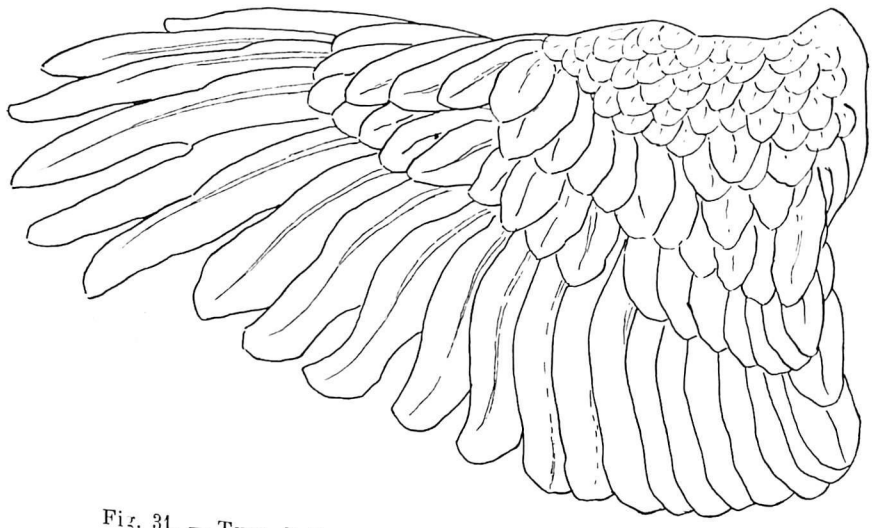


Fig. 31. — Type d'aile voilière. Crécerelle. (*Falco tinnunculus* L.)

vent la marginale et l'aile voilière dont la rémige la plus longue est la quatrième ou la cinquième, il y a nécessairement tous les intermédiaires, et une étude analytique plus

complète de la forme de l'aile dans les différentes espèces en rapport avec le mode de vol présenterait sans aucun doute au point de vue scientifique et pratique le plus grand intérêt.

L'acuité de l'aile est donc non seulement favorable, mais indispensable à l'exercice du vol ramé ; il est également aisé de concevoir comment l'influence morphogénique de la résistance aérienne a pu déterminer cette forme spéciale.

L'acuité de l'aile ne paraît pas être indispensable dans les aéroplanes du modèle actuel où les ailes jouent simplement le rôle d'organes de sustentation. Cependant, il semble rationnel de donner au plan sustentateur sa plus grande surface au voisinage des parties lourdes où les causes perturbatrices de l'équilibre se font le plus fortement sentir.

F. — *Concavité de l'aile.*

Sur sa face inférieure l'aile est toujours plus ou moins concave quels que soient les Vertébrés aériens chez lesquels on la considère. On doit évidemment interpréter ce fait morphologique comme étant en rapport avec la poussée qu'exerce la masse aérienne principalement au moment du coup de rame. M. R. Soreau a montré combien il était avantageux d'adopter une disposition semblable dans la construction des aéroplanes.

G. — *Forme des rémiges.*

La rémige d'un voilier se distingue généralement de celle

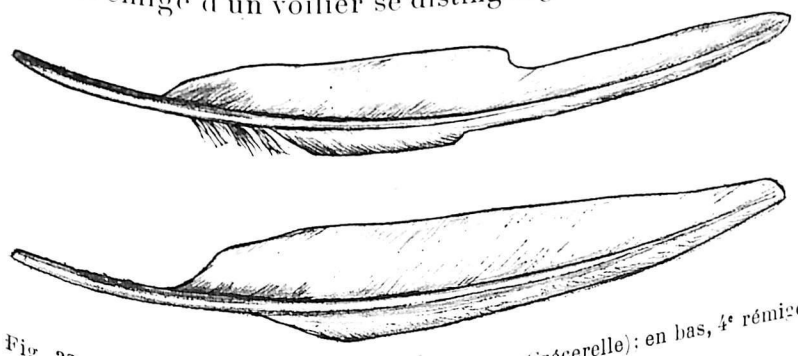


Fig. 32. — En haut, 4e rémige d'oiseau voilier (Crécerelle) ; en bas, 4e rémige d'oiseau rameur (Epervier).

d'un rameur par sa forme rétrécie à sa pointe et sa consis-

tance plus molle. C'est encore à l'action morphogénique du vent qu'est due cette double conformation particulière. (Fig. 32).

La flexibilité des rémiges terminales de l'aile voilière explique comment chez le Vautour par exemple, ces plumes au moment du planement ou du vol à voile se relèvent en crochet à leur extrémité sous l'influence de la poussée du vent latéral.

H. — *Organes moteurs de l'aile.*

Sans entrer dans des détails anatomiques compliqués, on peut concevoir de la façon suivante l'appareil moteur de l'aile de l'Oiseau : (Fig. 25).

1° Un groupe de muscles abaisseurs;

2° Un groupe de muscles élévateurs (1) ;

3° Un groupe de muscles assurant la flexion et l'extension, l'adduction légère des divers articles du membre thoracique les uns sur les autres ;

4° Un muscle tenseur du propatagium assurant en outre à l'aide d'un dispositif spécial le reploiement automatique de l'organe quand l'animal est au repos ;

5° L'appareil rotateur des rémiges.

1° *Muscles abaisseurs.* — Le rapprochement de l'aile du corps est surtout assuré par deux muscles extrêmement puissants, le grand pectoral ou pectoral superficiel et le coraco-huméral.

Le grand pectoral prend son insertion fixe sur le sternum, sa crête médiane ou bréchet, sur la clavicule et plus ou moins sur les côtes. Son insertion mobile s'attache à la partie proximale de l'humérus.

Dans l'organisme de l'Oiseau, les pectoraux superficiels tiennent une place importante; leur volume est considérable, et, ils doivent être regardés comme la cause efficiente du développement du bréchet (fig. 33), analogue au point de vue morphogénique à la crête sagittale du crâne de la plupart des Carnassiers, de beaucoup de Singes et d'un

(1) Les muscles abaisseurs et élévateurs sont en même temps plus ou moins rotateurs.

grand nombre d'autres Mammifères, crête dont la naissance est due, à l'augmentation progressive avec l'âge des muscles temporaux (1).

Marey a montré que, chez les oiseaux rameurs à ailes courtes dont les mouvements rapides et fréquents nécessitent un déploiement de beaucoup de force, ces muscles

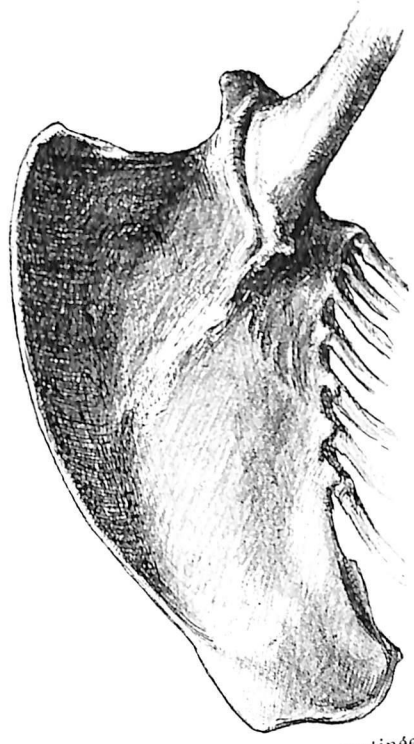


Fig. 33. — Sternum d'Aigle fauve. Figure destinée à montrer le développement de la crête médiane ou bréchet.

présentent une section considérable et comportent un grand nombre de fibres, d'où il s'en suit que le sternum qui leur donne attache est particulièrement long.

Chez les voiliers à ailes longues au contraire, les mouvements de l'aile présentent une grande amplitude, mais

(1) R. Anthony : Introduction à l'étude expérimentale de la Morphogénie. Modifications crâniennes consécutives à l'ablation d'un crotaphyte chez le chien et considérations sur le rôle morphogénique de ce muscle. (*Bull. Soc. d'Anthrop., Paris 1903.*)

n'exigent pas le déploiement d'une force aussi considérable. Les fibres de leurs muscles pectoraux sont longues mais peu nombreuses, et le sternum est court.

Le coraco-huméral, comme son nom l'indique, va de l'os coracoïde à l'humérus, et il joue dans l'abaissement de l'aile un rôle beaucoup moins efficace que le pectoral superficiel.

2° *Muscles élévateurs.* — L'élévation de l'aile est assurée par le muscle petit pectoral ou pectoral profond (moyen pectoral de Vicq d'Azyr, sus-épineux d'Alix) (1) seul. C'est un muscle peu considérable, qui s'insère du côté proximal, dans l'angle formé par le bréchet et le bouclier sternal ; son insertion distale se fait par un tendon réfléchi au tubercule supérieur de la crête pectorale de l'humérus. Quelques auteurs ont prétendu qu'il lui serait difficile de vaincre la résistance de l'air qui s'oppose à l'élévation de l'aile si, grâce aux ligaments élastiques de la base des rémiges, l'organe alaire ne se trouvait transformé au moment de l'élévation en une sorte de persienne laissant filtrer l'air à travers ses jours.

3° *Muscles fléchisseurs et extenseurs des articulations du membre thoracique.* — Il n'y a pas lieu d'insister d'une façon spéciale sur l'ensemble de ces muscles. Un seul fixera notre attention, c'est le métacarpien palmaire interne, encore appelé cubital antérieur ou rotateur des rémiges, sur lequel nous reviendrons un peu plus loin. Il s'insère, d'une part, à l'épitrochlée et, d'autre part, à l'os cubital du carpe et au bord cubital du métacarpien interne.

4° *Tenseur du propatagium.* — Ce muscle part de la clavicule et doit être considéré comme un faisceau du pectoral superficiel, probablement l'analogue de celui auquel, dans un mémoire déjà ancien (2), j'ai donné, chez les Mammifères, le nom de muscle épisternal. Au niveau de l'épaule, il se transforme en un long tendon qui va s'attacher au métacarpe et tend nécessairement le propatagium lorsque l'aile

(1) Edm. Alix. Essai sur l'appareil locomoteur des Oiseaux Th. Doct. ès Sc. Paris 1874.

(2). — R. Anthony. Le sternum et ses connexions avec le membre thoracique. Paris, 1898.

est étendue, le tendon présente en son milieu un segment élastique antagoniste des muscles extenseurs, et envoie des radiations élastiques dans toute l'étendue de la membrane propatagiale. Cet appareil élastique replie automatiquement l'aile, quand l'oiseau est au repos, sans qu'il y ait besoin pour lui de maintenir la contraction de ses muscles fléchisseurs.

5° *Appareil rotateur des rémiges.* — A la base de chaque rémige cubitale s'insère un petit ligament triangulaire en partie élastique, plus ou moins développé, partant d'un tendon dépendant du muscle auquel Alix (1) donne le nom de *métacarpien palmaire interne*. Le faisceau en question serait un véritable rotateur des rémiges. Cet appareil tendrait à faire tourner la plume autour de son axe. Au moment de l'abaissement de l'aile, l'action du muscle maintiendrait les rémiges directement appliquées les unes contre les autres ; mais, au contraire, au moment de l'élévation, l'action du muscle cessant, les ligaments triangulaires agiraient et ferait pivoter les rémiges ; l'air s'échapperait, et le pectoral moyen pourrait alors sans effort, comme nous l'avons vu plus haut, accomplir l'élévation de l'aile. Nous avons vu que la réalité de ce mécanisme était fortement contestée.

L'appareil ligamentaire des rémiges est très compliqué ; mais c'est à dessein que nous nous bornons à ces quelques détails.

Les Cheiroptères présentent, au point de vue des organes moteurs de l'aile un certain nombre de caractères de remarquable convergence avec les Oiseaux. (Fig. 35).

Comme eux, d'abord, ils ont de puissants abaisseurs de l'aile, les pectoraux superficiels qui, eux aussi, ont déterminé à la surface du sternum sur lequel ils s'insèrent la production d'un bréchet analogue à celui des Oiseaux. (Fig. 34).

Le rôle d'élévateurs parait dévolu aux muscles de l'épaule

(1) Edm. Alix : *Loco citato.*

qui constituent un appareil d'élévation sensiblement plus puissant que celui des Oiseaux. Les Chauves-souris n'ont pas d'ailleurs le dispositif spécial, grâce auquel l'aile des Oiseaux

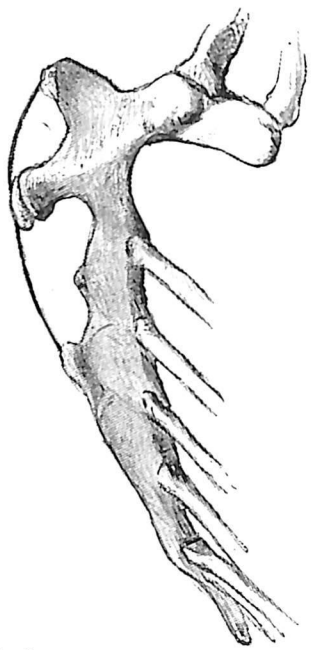


Fig. 34. — Sternum de Cheiroptère (*Pteropus*), possédant un bréchet comme celui des Oiseaux.

se transformerait en persienne au moment de l'élévation.

Elles possèdent enfin un tenseur du propatagium muni d'un segment élastique très semblable à celui des Oiseaux et devant être sans aucun doute considéré comme un muscle épisternal modifié.

Il est malaisé, pour ne pas dire impossible, de se rendre compte de ce que pouvait être l'appareil moteur des ailes des Ptérosauriens, mais tout fait supposer qu'il devait être très analogue, au point de vue adaptatif à celui des Cheiroptères. Comme l'indique la forme de leur sternum (ils possédaient aussi un bréchet), ils devaient avoir des muscles abaisseurs de l'aile particulièrement puissants.

§ 3. — Caractères d'adaptation de la queue.

Nous avons vu plus haut comment les agents morphogéniques ont modelé le corps des animaux aériens, ainsi que celui des animaux aquatiques pour en faire un ovoïde à extrémité postérieure très effilée. La coupe sagittale d'un oiseau recouvert de ses plumes et incluse dans une matière analogue à du plâtre qui maintiendrait en leur position les différentes parties des plumes, nous permettrait de voir que le corps de l'oiseau présente ainsi, suivant la direction de son plan sagittal, une forme très effilée en arrière. Mais, si nous dirigeons horizontalement notre plan de section l'extrémité postérieure du corps paraîtrait, au contraire, élargie. La queue de l'oiseau uniquement constituée de plumes (les rectrices), est en effet effilée suivant le plan sagittal, mais large et applatie, suivant le plan horizontal.

La queue des Oiseaux répond, selon les espèces, à différentes fonctions. Chez certains, qui volent mal d'ailleurs, comme le Paon, le Faisan, le Ménure-lyre, elle est une simple parure. Chez d'autres, comme les Pies et les Traquets, elle sert à la locomotion terrestre. Chez les nageurs, elle joue le rôle d'un gouvernail en milieu aquatique et par le fait de l'adaptation à ce milieu très dense, elle est courte et massive. Chez la plupart des Oiseaux enfin, elle joue un rôle important dans la locomotion aérienne.

Nous avons vu que le rôle de la queue était multiple. Par sa disposition horizontale, elle complète l'appareil sustentateur, principalement constitué par les ailes. Elle joue, en outre, le rôle de gouvernail, principalement de profondeur auquel, par sa disposition horizontale, elle est encore merveilleusement adaptée.

Une des premières questions que l'on peut se poser, à propos de la morphogénie de la queue des Oiseaux, est celle de savoir pourquoi elle s'étale dans un plan horizontal.

Chez les animaux adaptés à la locomotion aquatique, la queue dont le rôle complexe varie suivant les types envisagés sert tantôt de gouvernail, tantot d'organe de propulsion fonctionnant à la façon d'une godille. Dans la plupart des cas, (c'est celui des Poissons, c'était également celui des Ichthyosaures) elle s'étale dans un plan vertical. Les Cétacés dont la queue est horizontale, font exception à cette règle.

Pour des raisons d'équilibre, les Vertébrés aquatiques, aussi bien que les Vertébrés aériens, doivent posséder un certain nombre de plans horizontaux nageoires paires) et un certain nombre de plans verticaux (nageoires impaires). L'étendue proportionnelle de ces deux sortes de plans est en rapport avec la densité du milieu. On conçoit que plus le milieu est dense par rapport à l'animal, moins les plans stabilisateurs horizontaux auront besoin d'être étendus. C'est pourquoi chez les poissons nageurs, les plans horizontaux sont-ils très réduits, le corps étant lui-même plus ou moins applati d'un côté à l'autre. Les Cétacés, d'une densité générale plus forte que les Poissons, paraissent devoir posséder des plans stabilisateurs horizontaux plus étendus. Chez les animaux aériens, le milieu étant très léger, les plans stabilisateurs horizontaux (aile et queue) sont très importants et les plans verticaux très réduits. Il sont à peine indiqués chez les Oiseaux par la légère carène ventrale que constitue l'arête du bréchet.

Restent à signaler les différentes formes que présente la queue des Oiseaux dont on retrouve les analogues chez les différents Poissons, en pointe comme celle des Canards, rectangulaire comme celle de la Grive et du Merle, fourchue comme celle de l'Hirondelle ou de la Frégate.

Rappelons enfin que certains ont la queue très courte et que cette dernière est physiologiquement remplacée chez eux soit par les pattes, qui s'étendent en arrière pendant le vol, le héron en est un exemple, soit par l'allongement de l'avant-bras, qui, formant avec le bras un angle très prononcé, permet, comme l'a fait remarquer Mouillard, au centre de gravité de se maintenir en équilibre stable (chez le Pélican par exemple) pendant le vol à voile.

Le type rameur et le type voilier

En laissant de côté le planer qui ne peut être considéré que comme un moyen de locomotion occasionnel et accessoire, nous voyons qu'il existe parmi les Oiseaux, les mieux connus et les plus perfectionnés des Vertébrés volants actuels, deux grands modes de progression aérienne : le *vol ramé*, dont le vol ornithoptère est le type le plus répandu, et le *vol à voile*.

Le premier est un vol pénible, nécessitant une musculature puissante et une dépense d'énergie considérable, le second est un mode de locomotion économique, puisque le voilier utilise les forces de la nature, et plus perfectionné que le premier à tous égards. Il semble d'ailleurs évident que les premiers oiseaux furent des rameurs, et, que ce n'est que secondairement qu'ils ont évolués dans le sens de l'adaptation du vol à voile.

La disposition même de ses organes, et, en particulier, de ses muscles ne permet guère à l'homme d'espérer réaliser jamais par ses propres moyens le vol ornithoptère, et, si grâce à des mécanismes compliqués, il y parvenait un jour, le résultat serait probablement inférieur à celui qu'il a actuellement acquis. Nos véritables modèles, en matière d'aviation, doivent être, comme on l'a souvent dit, surtout en ces dernières années, le oiseaux voiliers.

Certains auteurs pensent même (1) que l'homme pourra peut-être un jour supprimer les moteurs de ses aéroplanes, et, comme les Vautours parcourir l'espace en utilisant la seule force du vent. Cet espoir est peut-être chimérique, mais nous devons nous souvenir cependant que, même dans les aéroplanes actuels où la force du vent est remplacée par l'impulsion que donne l'hélice, il y a déjà bien des points de contact avec les voiliers au point de vue de la morphologie. Comme celles du Vautour en plein vol, les ailes de l'aéro-

(1) J. Cousin notamment.

plane sont immobiles, et de cette simple constatation il ressort une nécessité pour nous de connaître d'une façon précise les caractères de l'adaptation au vol à voile et de pouvoir les différencier de ceux de l'adaptation au vol ramé.

Bien que nous ayons indiqué déjà au cours de ce travail quelques-unes des différences qui séparent au point de vue morphologique le type rameur du type voilier, il est peut-être utile de grouper et d'essayer de compléter maintenant toutes ces données.

Il convient d'abord de faire remarquer que ces deux types ne sont séparés par des cloisons étanches, ni au point de vue de la fonction, ni à celui de la forme. S'il paraît y avoir des oiseaux exclusivement rameurs, il ne semble pas exister de voiliers exclusifs. Les Vautours eux-mêmes, ces voiliers en quelque sorte essentiels sont contraints lorsqu'ils partent de terre de donner quelques coups d'ailes avant de prendre le vent. Il y a en réalité des oiseaux qui recourrent plus souvent que d'autres au vol à voile ; certains n'y recourrent que rarement, d'autres au contraire le pratiquent d'une façon à peu près continue. Il s'ensuit qu'entre le type adaptatif voilier le plus caractérisé et le type adaptatif rameur par excellence, toutes les transitions peuvent exister.

Nous avons rappelé précédemment qu'au vol, le rameur a les ailes incurvées présentant une concavité inférieure ; les pointes en sont dirigées en arrière et inclinées vers le bas.

Au point de vue morphologique, il est caractérisé par un ensemble de dispositions lui permettant de vaincre aisément la résistance de l'air. D'abord, sa masse est toujours réduite, alors que, par contre, ses muscles pectoraux superficiels (abaisseurs de l'aile) sont particulièrement volumineux et puissants. C'est en raison de ce volume même que (nous l'avons vu plus haut) leur sternum est allongé d'avant en arrière. L'aile du rameur considérée dans son ensemble est courte, et il en est de même de chacun de ses articles pris en particulier ; elle se termine en pointe, et, les rémiges qui la constituent sont rigides et sans échancrures.

Il est aisé de se rendre compte que c'est la résistance de l'air qui a réglé les dimensions et déterminé la forme de

l'aile dans son ensemble et dans ses parties, et, que c'est aussi cette même résistance aérienne qui nécessitant des efforts particulièrement puissants a entraîné l'augmentation de volume des pectoraux superficiels.

Lorsque le rameur atteint une certaine taille, il s'adapte nécessairement et tout naturellement au vol à voile.

Dans le vol à voile par un vent léger, l'oiseau avançant lentement et sans effort, est en équilibre stable sur la masse aérienne. Il y repose en y prenant, comme l'a montré Mouillard, trois points d'appui, ses deux ailes et sa queue Ses ailes sont étalées en croix ou plus souvent encore pointent en avant. Lorsque la queue est courte, comme c'est le cas du Pélican par exemple, l'oiseau maintient son équilibre en ployant fortement sur son bras son avant-bras qui présente alors des proportions démesurées « Les oiseaux sans queue ont tous l'avant-bras très long » dit Mouillard. Enfin les rémiges terminales s'écartent et se relèvent sous l'action du poids de l'animal.

Au point de vue morphologique, on peut, avec Mouillard et avec J. Cousin qui a adopté ses manières de voir, reconnaître parmi les voiliers trois types morphologiques répondant respectivement à des modalités différentes de vol à voile.

Tous sont caractérisés par des ailes longues dans leur ensemble et dans chacun de leur segment pris en particulier.

Le premier type est représenté par l'Aigle et un certain nombre d'autres rapaces chasseurs qui forment avec lui en quelque sorte un groupe de transition avec les rameurs. Lorsqu'ils explorent le sol ils volent à voile, mais ils ont aussi besoin de pouvoir ramer lorsqu'ils s'enfuient avec leur proie. Leurs ailes sont larges et obtuses et les rémiges qu'elles portent presqu'aussi rigides que celles des rameurs sont brusquement retrécies à leur extrémité. Comme les rameurs exclusifs ils ont des muscles pectoraux superficiels très puissants.

Le second type est celui des Vautours. Ces oiseaux, les mieux adaptés de tous au vol à voile, ne recourrent au vol ramé qu'au moment de l'essor. Lents et majestueux ils peu-

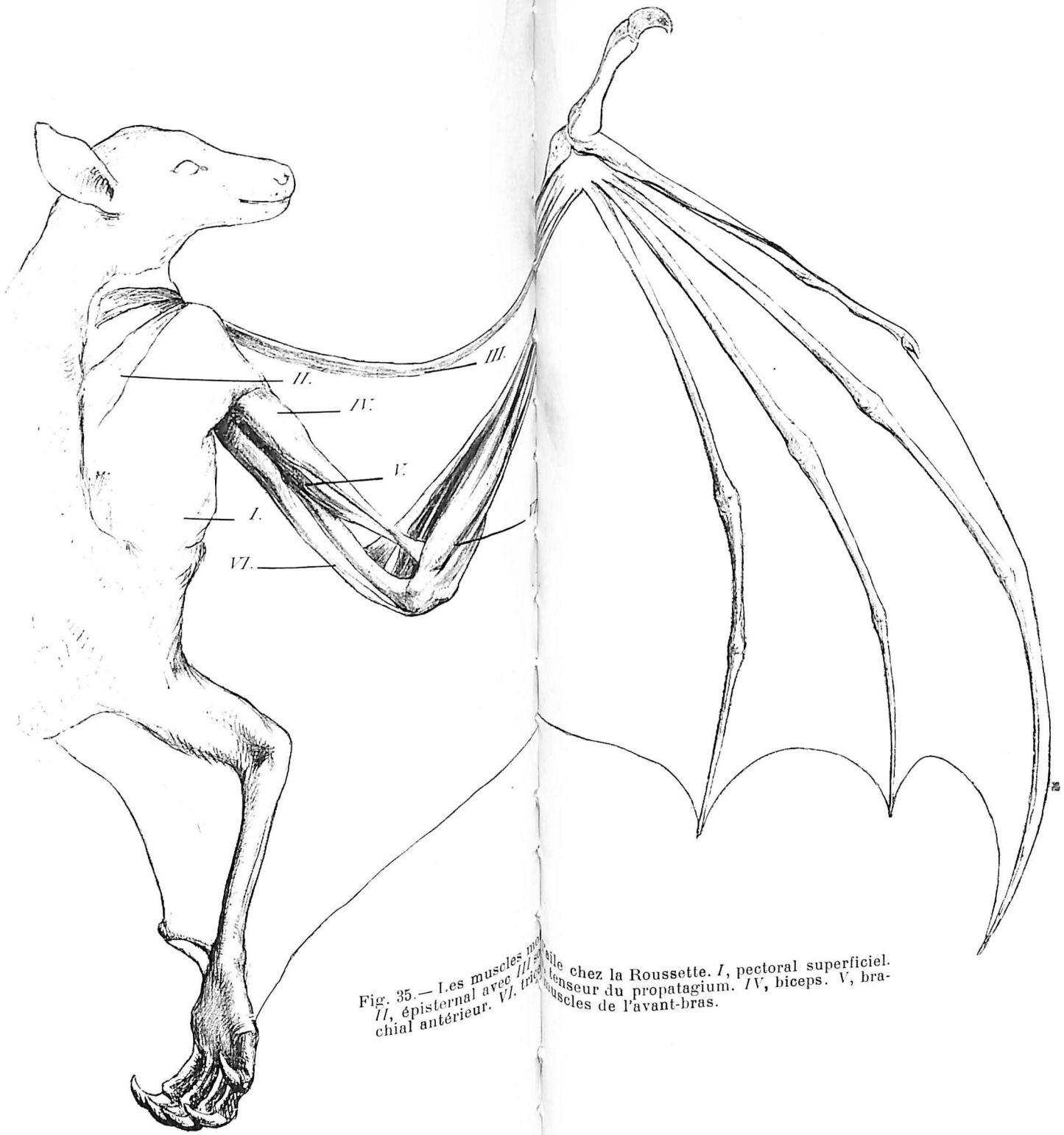


Fig. 35.— Les muscles pectoraux de l'aile chez la Roussette. *I*, pectoral superficiel. *II*, épisternal avec *III* [illegible] tenseur du propatagium. *IV*, biceps. *V*, brachial antérieur. *VI*, triceps. [illegible] muscles de l'avant-bras.

vent stationner dans l'air sans fatigue une journée entière. Leurs ailes sont larges et obtuses comme celles des aigles, mais, les rémiges qu'elles portent sont plus larges à leur extrémité qu'à leur base.

Ces deux types sont adaptés au vol à voile par un vent léger.

Le troisième type est celui des voiliers rapides. Il comprend les Procellaires, les Sternes, les Frégates et les Albatros. Les Larus moins spécialisés s'y rattachent également. Par temps calme ces oiseaux sont capables de vol ramé, mais, lorsque la tempête souffle, ils peuvent évoluer aisément dans les plus violents courants d'air.

Leurs ailes sont étroites en forme de baguettes, et c'est grâce à cette disposition qu'ils se jouent des vents et de la tempête, dans des conditions où les Aigles et les Vautours seraient infailliblement culbutés.

Au point de vue de la locomotion aérienne, les Chauves-souris sont des rameurs. Elles en réalisent d'ailleurs le type morphologique. Il y aurait peut-être cependant quelques réserves à faire au sujet des Megacheiroptères c'est-à-dire des Roussettes. La position que prennent pendant le vol leurs ailes qui pointent légèrement en avant, si l'on s'en rapporte à la silhouette donnée par Mouillard (page 147) (1), un certain nombre de caractères morphologiques (taille relativement considérable ; moindre longueur du deuxième doigt qui peut être considéré comme l'analogue physiologique des rémiges terminales de l'Oiseau ; proportion des articles du membre antérieur) font penser que ces animaux sont peut être capables de voler à voile.

Quant aux Ptérosauriens disparus, si les espèces de petite taille, qui sont d'ailleurs les plus anciennes, paraissent avoir été incontestablement adaptées au vol ramé, les organismes gigantesques, comme les Pteranodons du Kansas, doivent très certainement avoir été des voiliers, peut-être même des voiliers adaptés aux vents violents comme les Albatros

(1) Mouillard dit en parlant des Roussettes d'Egypte : « elles n'ont déjà plus la même tournure dans l'air que les petites Chauves-souris de l'Europe.

d'aujourd'hui. La longueur et l'étroitesse de leurs ailes pourraient en tous cas le faire supposer.

*
* *

Ces différentes dispositions que nous venons de passer rapidement en revue, et dont nous constatons l'analogie chez tous les animaux doués de locomotion aérienne, quelle que soit la souche dont ils proviennent, paraissent, comme nous l'avons dit plus haut, être le fait de l'action des facteurs physiques et s'être conservées par celui de la sélection naturelle. Comme nous l'avons exposé au début, elles sont telles que l'organisme tout entier se trouve présenter le maximum de perfection pour le but physiologique précis qu'il a à remplir, et, il n'en saurait être autrement.

Dans cet exposé, trop résumé, l'auteur a évité avec soin et a dessein toutes les considérations mathématiques compliquées, qui trouvent leur place dans des traités spéciaux (1). Il doit être surtout considéré comme une tentative d'explication rationnelle de faits anatomiques constatés, aussi, une large part a-t-elle nécessairement été faite aux hypothèses. C'est simplement comme telles qu'elles sont présentées ici, l'auteur se bornant à les considérer, quelque probables qu'elles puissent paraître, comme de simples moyens de relier entre eux les faits et peut-être, dans une certaine mesure, de les éclairer.

Mais nous osons espérer que ce que nous avons déjà dit sur un sujet à peine effleuré, pourra permettre aux fervents de la locomotion aérienne de se rendre compte de l'intérêt véritable qu'il y aurait à ne pas se borner à étudier, la physiologie du vol des animaux aériens. Il faudrait encore, et peut-être surtout, essayer de comprendre les raisons d'être des dispositions anatomiques en rapport avec les différents modes de ce vol.

(1) Voir notamment les ouvrages suivants : Painlevé et Borel : L'Aviation. Paris 1911. — A. Sée : Les lois expérimentales de l'Aviation. Paris 1911.

670056

PRINCIPAUX OUVRAGES A CONSULTER

Ahlborn : Der Flug der Fische. 1895.

Alix : Essai sur l'appareil locomoteur des Oiseaux. Th. Doct. ès-Sc. Paris, 1874.

Amans : Comparaison des organes du Vol dans la série animale. Paris, 1895.

R. Anthony : L'adaptation à la locomotion aérienne chez les Vertébrés. *Revue Scientifique*, 18 juin et 2 juillet 1910.

Beddard : Mammalia (The Cambridge natural History). London, 1902.

J. Cousin : Le vol à voile. Paris, 1910.

Drzewiecki : Le vol plané. 1891.

Dubochet : Le vol des Oiseaux.

C.-D. Durnford : Flying-fish flight and an unfixed law of Nature. *Americ. natur.*, 1906.

D'Esterno : Du vol des Oiseaux. Paris, 1864.

Exner : Ueber das Schweben der Raubvogel. *Arch. f. d. ges. Phys.* 1906.

Forbin : L'oiseau-mouche dans son habitat. *La Nature*, 10 octobre 1909.

Huber : Observations sur le vol des Oiseaux de proie. Genève 1784.

Kress : Comment l'Oiseau vole, comment l'Homme volera (traduct. Chevreau). Paris, 1909.

L. Lapicque : Une théorie physiologique sur le vol plané. *La Revue du Mois*, 10 août 1908.

A. Lilienthal : Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. Berlin, 1889.

De Lucy : Le vol des Oiseaux. *Pr. scient. des Deux Mondes*. 1865.

R.-S.-Lull : Volant adaptations in Vertebrates. *Americ. natur.* 1906.

E.-J. Marey : La machine animale. Paris 1873.

E.-J. Marey : Le vol des Oiseaux. Paris 1890.
K. Moebius : Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft. *Zeitschr. Wiss. Zool.* 1878.
Moseley : Notes of a naturalist on the Challenger. London, 1879.
L.-P. Mouillard : L'Empire de l'air. Paris, 1881.
F. Nopcsa : Ideas on the origin of flight. *Proceed. Zool. Soc.* 1907.
Painlevé et Borel : L'Aviation. Paris, 1910.
J. Pellegrin : Un poisson volant des eaux douces africaines. *La Nature*, 19 mai 1906.
J. B. Pettigrew : On the mechanichal appliance by which flight is attained in the animal Kingdom. *Trans. Linn. Soc.* 1867.
J. B. Pettigrew : On the physiology of wings. *Trans. of the Roy. Soc. of Edimb.* 1871.
J. B. Pettigrew : La locomotion chez les animaux. Paris, 1874.
Prechtl : Untersuchungen uber der Flug dem Vogel. Wien, 1846.
A. Sée : Les lois expérimentales de l'Aviation. Paris, 1911.
H. G. Seeley : Dragons of the air, London, 1901.
Shelford : A note on flying Snakes. *Proceed. Zool. Soc.* 1906.
R. Soreau : Le vol à voile et l'Aviation. *Rev. scient.* 30 mars 1895.
Thouveny : Le vol ramé et les formes de l'aile. *Rev. d'Artillerie*. 1909.
Vunsche : Considérations sur le vol. *L'Aéronaute*. 1884.

Ouvrages parus en 1912

Abel : Grundzüge d. Palœobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart. 1912.
L. P. Mouillard : Le vol sans battement. Paris. 1912.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Préliminaires 5
Données physiologiques. 11
Locomotion aérienne passive 15
Locomotion aérienne active 18
Vol ramé proprement dit. 21
Vol orthoptère 21
Vol ornithoptère 21
Vol plané propulsé 25
Les différents types d'adaptation a la locomotion aérienne. 27
Animaux aériens d'origine arboricole. 28
Animaux à parachute 29
Animaux volants. 35
Animaux aériens d'origine aquatique. 40
Animaux aériens paraissant provenir d'organismes coureurs et sauteurs 43
Les caractères morphologiques des vertébrés aériens 48
Caractères d'adaption du corps 48
Forme générale. 48
Téguments 50
Densité et conditions d'équilibre 53
Caractères d'adaptation de l'aile 54
Origine du patagium et de l'aile. 54
Allongement des articles du membre thoracique. 58
Rigidité du bord antérieur de l'aile. 60
Epaisseur relative des bords de l'aile. 60
Forme de l'extrémité de l'aile 62
Concavité de l'aile 65
Forme des rémiges 65
Organes moteurs de l'aile 66
Caractères d'adaptation de la queue 71
Le type rameur et le type voilier. 75
Conclusions 79
Index bibliographique. 81

PARIS. — IMPRIMERIE LEVÉ, 71, RUE DE RENNES

EXTRAIT DU CATALOGUE

DE LA

LIBRAIRIE AÉRONAUTIQUE

BRÉDIN. — **Almanach de l'aviation pour 1913**..... 1 50

CLAVENAD (P.). — **Pour devenir aviateur**..... 1 »

DE BREYNE (A.). — **Comment on pilote un ballon libre**... 1 »

DÔ (Cap.) des aérostiers militaires. — **Manuel de l'aérostier. A l'usage des aéronautes et des candidats au bataillon des sapeurs-aérostiers. 1 volume illustré**..... 2 50

DÔ (Cap.). — **Le Ballon libre. Théorie et pratique**..... 12 »

DUCHÊNE (Cap.). — **Apprécier un aéroplane, l'améliorer s'il y a lieu**..... 1 50

DUCHÊNE (Cap.) — **Causeries techniques sans formules sur l'aéroplane**..... 6 »

ESNAULT-PELTERIE. — **Quelques renseignements pratiques sur l'aviation**..... 3 »

FELIX (Com.) **Les aéroplanes Blériot. Description**..... 2 »

GASTON (R. DE) et ALEX. DUMAS. — **Les aéroplanes de 1912.** 8 »

GOUIN — **En Plein ciel.** (Pratique du cross country aérien)..... 3 »

GUIRONNET (A). — **Formulaire pour la construction des aéroplanes**..... 3 »

LEGRAND. — **La Résistance de l'air envisagée comme base scientifique et expérimentale de l'aviation**..... 10 »

LELASSEUX ET MARQUE. — **L'aéroplane pour tous. 27e *mille*.** 2 »

MOUILLARD. — **Le vol sans battement**..... 10 »

PETIT (Robert). — **Comment on construit un aéroplane. Un volume illustré de 200 pages in-8°**..... 2 »

REMY. — **Comment on forme un aviateur**..... 2 »

REMY. — **Les moteurs d'aviation Gnôme**..... 2 »

RIVIERE (Pierre) — **Les hydroaéroplanes**..... 3 »

SAULNIER (R.). — **Equilibre, centrage et classification des aéroplanes**..... 3 »

SÉE (A). — **Les Lois expérimentales des hélices aériennes**..... 3 »

SOREAU. — **L'hélice aérienne propulsive**..... 6 »

TARIS et BERTHIER. — **Les moteurs d'aviation. 2e édition complétée et mise à jour**... 10 »

VILLARD. — **Cours d'aviation.** 7 50

Catalogue complet envoyé gratuitement

Envoi franco sur demande accompagnée du montant

Il n'est pas fait d'envoi contre remboursement.

LIBRAIRIE AÉRONAUTIQUE — 40, Rue de Seine, PARIS